

Über das optische System im Gehirn squamater Reptilien

Eine vergleichend-morphologische Untersuchung,
unter besonderer Berücksichtigung einiger Wühlschlangen

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

David Gaudenz Senn

aus Basel

1965



VERLAG VON S. KARGER IN BASEL

Über das optische System im Gehirn squamater Reptilien

Eine vergleichend-morphologische Untersuchung,
unter besonderer Berücksichtigung einiger Wühlschlangen

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

David Gaudenz Senn

aus Basel



19

66

VERLAG VON S. KARGER IN BASEL

Genehmigt von der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der
Herren PD Dr. W. STINGELIN und Prof. Dr. A. PORTMANN

Basel, den 14. Dezember 1965

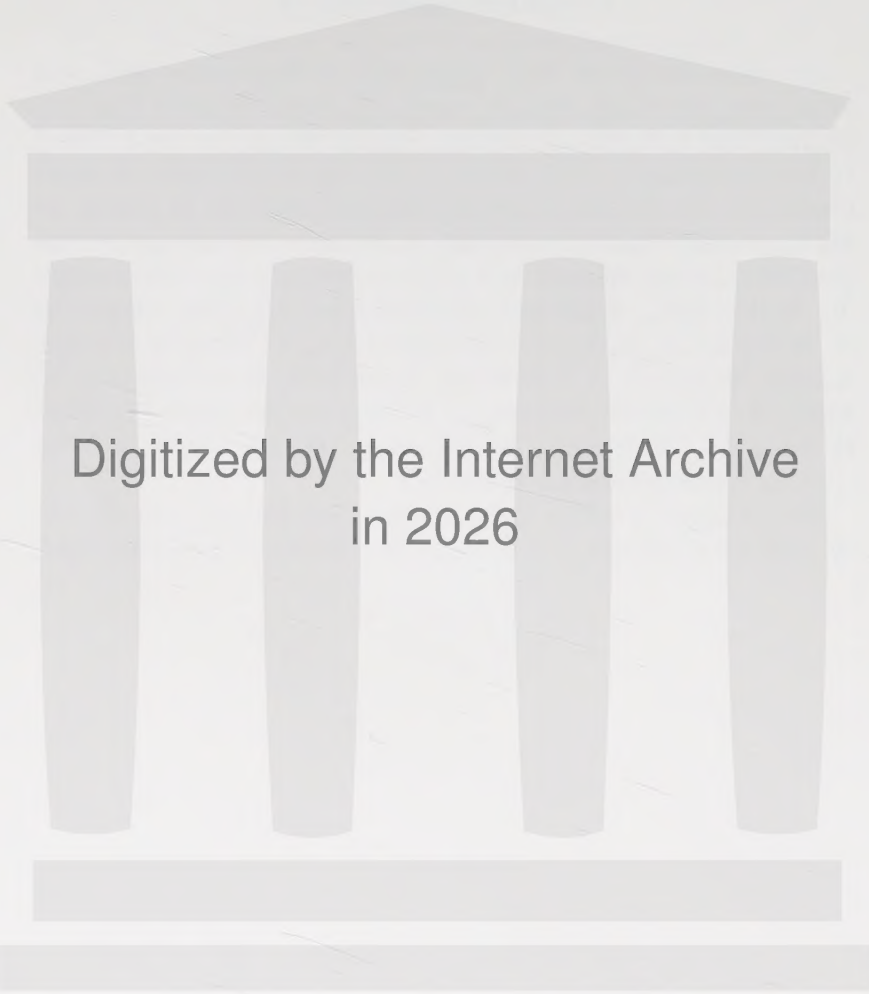
Prof. Dr. H. ANNAHEIM
Dekan



CURRICULUM VITAE

Als Sohn des Ulrich Senn, prakt. Arzt in Degersheim (SG), und seiner Frau Doris, geb. Fischer, wurde ich, David Gaudenz Senn, am 21. Juni 1940 in Lausanne geboren. Ich bin Bürger der Stadt Basel. In Zürich besuchte ich die Primarschule und in St. Gallen die Kantonsschule, wo ich 1961 das Maturitätszeugnis (Typus B) erhielt. An der Universität Basel immatrikuliert, studierte ich Zoologie, Geologie-Paläontologie, Botanik und Hygiene-Bakteriologie und besuchte die Vorlesungen, Kurse und Seminare der folgenden Dozenten: R. BÄCHTOLD, E. FLÜCKIGER, T. FREYVOGEL, E. FINK, M. GEIGER-HUBER, R. GEIGY, J. HÜRZELER, A. KÜNZLI, H. LAUBSCHER, E. LANG, H. NÜESCH, A. PORTMANN, M. REICHEL, M. REIFF, M. RISSI, H. SALMONY, H. SCHAUB, R. SCHENKEL, W. STINGELIN, J. TOMCSIK, L. VONDERSCHMITT, H. ZOLLER.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von PD Dr. W. STINGELIN an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546706_0052

Über das optische System im Gehirn squamater Reptilien

Eine vergleichend-morphologische Untersuchung,
unter besonderer Berücksichtigung einiger Wühlschlangen

D. G. Senn

Zoologische Anstalt, Basel

Mit 29 Abbildungen und 4 Tabellen



19

66

BASEL (Schweiz)

S. KARGER

NEW YORK

Supplementum 52 = 1 ad Vol.65 (1966)

Acta Anatomica

International Archives of Anatomy, Histology, Embryology and Cytology
Archives Internationales d'Anatomie, d'Histologie, d'Embryologie et de Cytologie
Internationales Archiv für Anatomie, Histologie, Embryologie und Zellforschung

Redactores:

E. A. Boyden, Seattle, Wash., A. Delmas, Paris, G. Glimstedt, Lund,
G. Wolf-Heidegger, Basel

S. Karger AG, Arnold-Böcklin-Straße 25, 4000 Basel 11 (Schweiz)

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.
Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es auch nicht gestattet, dieses Buch oder Teile
daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

©

Copyright 1966 by S. Karger AG, Basel
Printed in Switzerland by Basler Druck- und Verlagsanstalt, Basel
Clichés: Steiner & Co., Basel

Inhalt

I. Einleitung	1
II. Material und Methoden	2
III. Die äußere Gestalt der Gehirne	3
Besonderheiten des Gehirnes bei primitiven Schlangen (Wühlschlangen, Boiden), verglichen mit den Verhältnissen von Echsen und höheren Schlangen	12
IV. Das optische System	15
A. Diencephale Anteile des optischen Systemes	15
Der Tractus opticus	15
Das Chiasma opticum	19
Der Verlauf durch den Thalamus	21
Prätectale Kerne	26
B. Das Tectum opticum	28
Die Gestalt des Tectum opticum	28
Die Schichtung	30
Die Schichten des Tectum opticum bei Echsen, Wühlschlangen, Boiden und höheren Schlangen	36
a) Das Ependym	36
b) Das Stratum album periventriculare	36
c) Das Stratum griseum periventriculare	41
d) Stratum album centrale und Stratum griseum centrale	44
e) Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum opticum Einige Gedanken zu den Unterschieden des Tectum opticum zwischen Echsen und Schlangen	49
Echsen und Schlangen	66
C. Die Augenmuskelkerne	74
Die Oculomotoriuskerne	74
Der Trochleariskern	79
Der Abducenskern	82
Zusammenfassung	84
Summary	85
Literatur	86

I. Einleitung

Über Grundprinzipien im Aufbau des optischen Systemes im Gehirn von Reptilien vermag man heute Aufschluß zu geben. In ihren groben Zügen erscheint die Anordnung der Zellbezirke und der Faserzüge gerade in der Squamatengruppe sehr konstant. In großem Maße hängt jedoch die Vergleichbarkeit der Strukturen bei verschiedenen Tieren von der Genauigkeit der morphologischen Grundlagen ab.

In dieser Arbeit ist die Betrachtung am Tectum opticum besonders betont, da es der feinst differenzierte Teil im optischen System ist. Die bis heute genaueste Analyse der Zell- und Faserschichtung hat RAMON [1896] am *Chamaeleon* vorgenommen. Von dieser Grundlage ausgehend, werden beim Vergleich innerhalb der Squamaten nicht eine Konstanz, sondern starke Verschiedenheiten offensichtlich.

Die Vergleiche erstrecken sich über Vertreter mehrerer Familien der Echsen und Schlangen. Dabei werden insbesondere für das Tectum opticum bei allen untersuchten Arten das Vorhandensein und die Struktur der einzelnen Zell- und Faserbezirke eruiert und die interspezifischen Entsprechungen ermittelt. Homologe Strukturen werden quantitativ verglichen.

Dabei lenken Wühlschlangen (*Typhlopidae*, *Leptotyphlopidae*, *Uropeltidae*, *Anilidae* und *Xenopeltidae*) die Aufmerksamkeit auf sich. Sie weisen im optischen System des Gehirns adäquate Reduktionen auf, wie sie durch WALLS [1963] am Augapparat selbst festgestellt wurden. Dann führen strukturelle Eigenheiten zu den Aussagen von BELLAIRS und UNDERWOOD [1951], daß Wühlschlangen nebst Spuren ihrer Spezialisierung viele Merkmale eines ancestralen Schlangentypus, also einer zwischen Echsen und Schlangen liegenden Form, auf sich tragen. Eine vergleichend-morphologische Untersuchung am Gehirn dieser Squamaten interessiert nicht nur funktional und rein deskriptiv orientierte Neurologen, sondern sie verspricht auch Hinweise auf das Evolutionsproblem dieser Gruppe.

Herrn PD Dr. W. STINGELIN, unter dessen Leitung diese Arbeit entstanden ist, danke ich herzlich für seine vielseitige Hilfe und das große Interesse an dieser Problemstellung. Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN, der an der Entstehung der dargelegten Gedanken immer lebhaften Anteil nahm, bin ich sehr dankbar. Ferner bin ich Herrn Prof. Dr. C. GANS (Buffalo N. Y.) und der Leitung des Zoologischen Gartens Basel für die Hilfe bei der Beschaffung des Materials zu großem Dank verpflichtet.

II. Material und Methoden

Von den zu untersuchenden Tieren wurde durchwegs das Gehirn als Ganzes herauspräpariert und lebendfrisch fixiert. Im Hinblick auf die Silberimprägnationen fand meistens eine AFE-Fixierung (ein Gemisch aus 90 ml Alkohol 80 %, 5 ml Formol 40 % und 5 ml Eisessig) Anwendung. In wenigen Fällen wurde mit wässrigem Bouin fixiert. Nach wenigen Tagen wurden die Gehirne zur Aufbewahrung in 80 %igen Alkohol übergeführt. Eine Entwässerung in absolutem Alkohol ging einer Behandlung mit Methylbenzonat und Benzol und einer Einbettung in Paraffin voran. In den allermeisten Fällen betrug die Schnittdicke 15 μ .

Die Darstellung der Strukturen basiert auf zwei Methoden (Darstellung der Neurofibrillen und Färbung von Nisslsubstanz und Nukleinsäuren), die einzeln oder kombiniert angewandt wurden:

1. Die Neurofibrillendarstellung nach BODIAN mit Albumosesilber. Entsprechend einer genauen Angabe des Verfahrens, die dem Albumosesilberpräparat (Firma E. Merck) beigelegt ist, sind die folgenden Schritte wesentlich:

Imprägnation der Schnitte in einer 1 %igen Albumosesilberlösung über einer Lage von Kupferspänen. Dann wird in einer Lösung von Hydrochinon und Natriumsulfit reduziert. Es folgt eine Behandlung mit angesäuertem Goldchlorid, dann mit einer Oxalsäurelösung. Fixiert wird mit einer Lösung von Natriumthiosulfat.

2. Die Färbung mit Kresylviolett zur Darstellung der Nisslsubstanz und der Nukleinsäuren.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden die zwei Grunddarstellungen kombiniert, so daß die Schnitte sowohl ein präzises Faserbild, als auch optisch gut zu gliedernde Kernbezirke boten. Zur Kombination wurde zuerst das Albumosesilberverfahren, dann nach ausgiebigem Waschen in destilliertem Wasser die Kresylviolettfärbung vorgenommen.

Einige Serien erfuhren eine Färbung mit Luxol fast blue und Kresylviolett, andere mit Albumosesilber allein.

Mit Hilfe dieser Darstellungsmethoden entstanden folgende Schnittserien:

Art (Familie)	Schnitt- richtung	Färbung
Echsen		
<i>Tarentola mauritanica</i> (Gekkonidae)	quer	A/K
<i>Lacerta sicula</i> (Lacertidae)	quer	L/K
	quer	A
	sagittal	L/K
	quer	A/K
<i>Chalcides chalcides</i> (Scincidae)	quer	A/K
<i>Varanus indicus</i> (Varanidae)	quer	L/K und A
<i>Varanus flavescens</i> (Varanidae)	sagittal	L/K und A
Wühlschlangen		
<i>Typhlops vermicularis</i> (Typhlopidae)	quer	A/K
	sagittal	A/K

<i>Leptotyphlops humilis humilis</i> (<i>Leptotyphlopidae</i>)	quer	A/K
<i>Teretrurus rhodogaster</i> (<i>Uropeltidae</i>)	quer	A/K
	sagittal	A/K
<i>Cylindrophis rufus</i> (<i>Anilidae</i>)	quer	A/K
	sagittal	A/K
<i>Xenopeltis unicolor</i> (<i>Xenopeltidae</i>)	quer	A/K
Boidae		
<i>Boa constrictor</i>	quer	L/K und A
	sagittal	L/K und A
<i>Epicrates cenchris</i>	quer	L/K und A
	sagittal	L/K und A
«Höhere Schlangen»		
<i>Natrix natrix</i> (<i>Colubridae</i>)	quer	L/K
<i>Malpolon monspessulanus</i> (<i>Colubridae</i>)	quer	L/K
	quer	A
	sagittal	L/K
	sagittal	A
<i>Vipera aspis</i> (<i>Viperidae</i>)	quer	A
	sagittal	A

A = Albumosesilber

L = Luxol fast blue

K = Kresylviolett

Sämtliche Objekte wurden mit Caedax eingedeckt, da dadurch sicher das Neutralbleiben der Schnitte gewährleistet ist.

Die Mikrophotographien wurden mit einer Wild-Aufsatzkamera und einem Mikroskop M 11 aufgenommen. Als Filmmaterial dienten Planfilme Kodak-Panatomic X (Format 9×6 cm), die immer einer Hochkontrastentwicklung unterzogen wurden.

Für die Darstellungen des Gesamthirnes in dorsaler, ventraler und lateraler Ansicht wurden die in AFE-Gemisch fixierten und in 80 %igem Alkohol aufbewahrten Gehirne verwendet. Die proportional maßstäblichen Zeichnungen wurden durch Auftupfen von schwarzer Tusche mit einem Pinsel kontrastiert.

III. Die äußere Gestalt der Gehirne

Der Schwerpunkt dieser Arbeit ist auf das optische System gelegt. Doch ist es angebracht, auch die äußere Gestalt der Gehirne in die Betrachtung einzubeziehen. Sie ergeben einen Eindruck der Reduktionen, die vorwiegend mit somatischen Rückbildungen im Sinnes- und Muskelsystem einhergehen; die letzteren ihrerseits sind selbst als eine Anpassung an die wühlende Lebensweise zu verstehen.

Verzeichnis der Abkürzungen

A. hypoph.	Adenohypophyse
Amyg.	Amygdala
Bu. olf.	Bulbus olfactorius
Cer.	Cerebellum
Ch.	Chiasma opticum
Co. coll. sup.	Commissura colliculi superioris
Co. post.	Commissura posterior
Dienc.	Diencephalon
Ep.	Ependym
Epiph.	Epiphyse
F. gen. desc.	Fasciculus geniculatus descendens
Fi. olf.	Fila olfactoria
F. l. m.	Fasciculus longitudinalis medialis
Hem.	Hemisphäre
Hipp.	Hippocampus
Hypoph.	Hypophyse
Inf.	Infundibulum
Lat. Np.	Laterales Neuropil
Lpmx.	Leptomeninx
Med. obl.	Medulla oblongata
Med. spin.	Medulla spinalis
N. hypoph.	Neurohypophyse
N. III	Nervus oculomotorius
N. IV	Nervus trochlearis
Nu. gen. lat	Nucleus geniculatus lateralis
Nu. gen. pr.	Nucleus geniculatus praetectalis
Nu. lent. mes	Nucleus lentiformis mesencephali
Nu. posterodors.	Nucleus posterodorsalis
Nu. III	Nucleus oculomotorius
Nu. III acc.	Nucleus III accessorius (= Nucleus Edinger-Westphal)
Nu. III do.	dorsaler Teil des Nucleus III (= dorsolateraler Teil bei Echten)
Nu. im.	Nucleus III intermedius
Nu. III ve.	ventraler Teil des Nucleus III (= ventromedialer Teil bei Echten)
Nu. IV	Nucleus trochlearis
Nu. VI	Nucleus abducens
Pall.	Pallium
Rgr.	Rautengrube
St. alb. ce.	Stratum album centrale
St. alb. per.	Stratum album periventriculare
St. fib. et gr. su.	Stratum fibrosum et griseum superficiale
St. gr. ce.	Stratum griseum centrale
St. gr. per.	Stratum griseum periventriculare
St. opt.	Stratum opticum
Su. ttg.	Sulcus tectotegmentalis
Te. ch.	Tela chorioidea
Tect. opt.	Tectum opticum

Die Verhältnisse, wie sie in der Regel für Echten Gültigkeit haben, sind am Beispiel von *Varanus flavescens* (Abb. 1) dargelegt. Eine umfassende Beschreibung des Echsengehirnes soll hier nicht gegeben

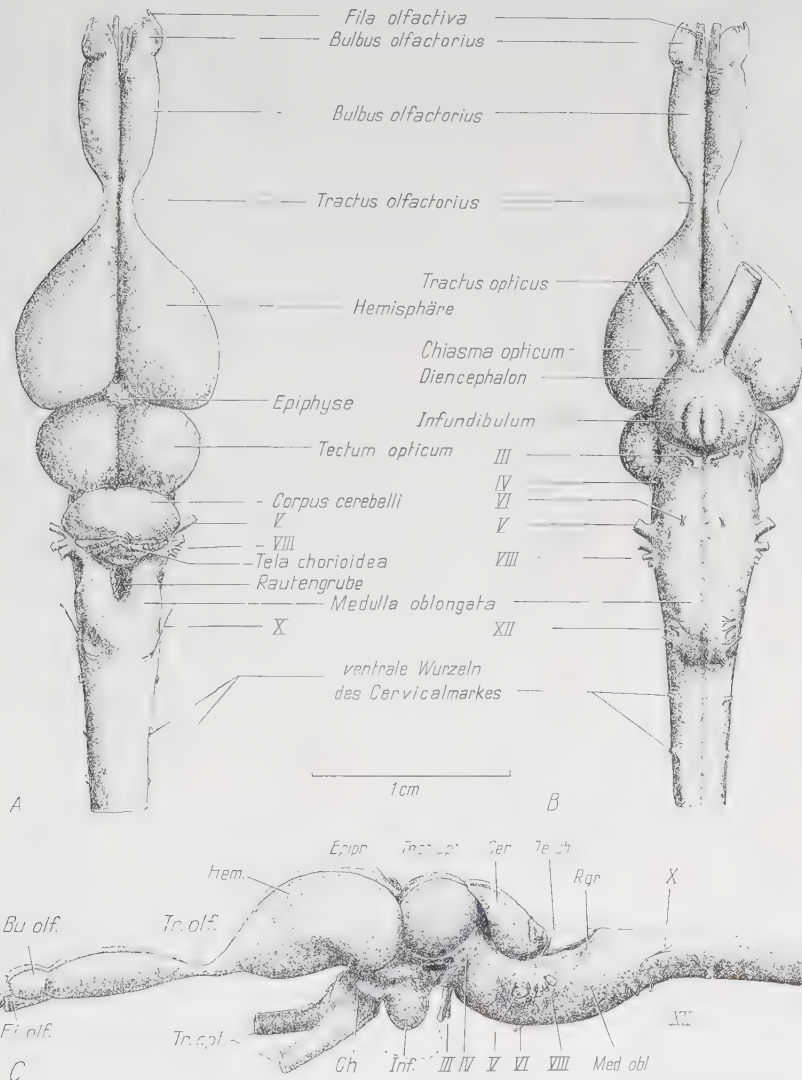


Abb. 1. Das Gehirn von *Varanus flavescens* (Varanidae). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

To. sem.	Torus semicircularis	Tr. opt. ax.	Tractus opticus axillaris
Tr. olf.	Tractus olfactorius	Tr. opt. marg.	Tractus opticus marginalis
Tr. opt.	Tractus opticus	Ventr.	Ventrikel

werden, da solche durch andere Autoren schon vorliegen. Dennoch sei hier auf einige Sachverhalte hingewiesen, die im Hinblick auf Besonderheiten der Gehirne wühlender und oberirdisch lebender Schlangen zum Vergleich von Interesse sind.

Varanus flavescens (*Varanidae*, Abb. 1): Die schlanken langen Bulbi olfactorii weisen im vorderen Fünftel eine Einschnürung auf. Ihr kaudales Ende schließt nicht lückenlos an die Hemisphären an, sondern geht vorher noch in ein kurzes Stück, das nur aus Tractus olfactorius besteht, über. Stark entwickelt ist das optische System. Die Tractus optici, das Chiasma und das Tectum opticum sind mächtig ausgebildet. Das Mittelhirndach erscheint äußerlich als Zweihügelplatte. Die hinteren Hügel sind vom Tectum überdeckt. Das Cerebellum wölbt sich am Tectum auf. Die Medulla oblongata hat langgestreckte Form und ist nur wenig im Sinne einer Brückenbeuge gebogen.

Typhlops vermicularis (*Typhlopidae*, Abb. 2): Die Bulbi olfactorii schließen unmittelbar an die Hemisphären an. Sie selbst sind im Verhältnis zur gesamten Hirnlänge kürzer als bei *Varanus*. Die entsprechende Verkürzung weist auch das Os frontale, unter dem der Bulbus olfactorius liegt, auf. BELLAIRS und UNDERWOOD [1951] erwähnen, daß der Schlangenschädel im Gegensatz zu dem der Echsen gewöhnlich eine kurze Schnauzenpartie hat, während die Temporalgegend verlängert ist. So liegt die orbitale Region relativ weit vorne im Kopf. Die selbe Verkürzung hat auch *Anniella*, eine extreme Wühlform unter den Echsen. Die Verkürzung scheint zum wühlenden Typus zu gehören und erfaßt mit dem Schädel auch vordere Bezirke des Gehirnes.

Dorsomedial deutet sich zwischen Bulbus olfactorius und Hemisphäre ein Sulcus an. Dieser ergibt sich dadurch, daß die beiden Teile nahe aneinander gerückt, nicht aber miteinander verschmolzen sind.

Die Tractus optici sind bei *Typhlops vermicularis* hauchdünn. Die ventrale Basis des Diencephalons ist eine flache Platte, aus der sich das Infundibulum kaudal kaum abhebt. Das Tectum opticum ist annähernd zur Hälfte unter den Hemisphären verborgen; außerdem liegt das Mittelhirndach auch eng an der Medulla oblongata. Dies deshalb, weil die letztere durch eine auffällige Brückenbeuge das Cerebellum und die Rautengrube zwischen sich und dem Mittelhirn-

Abb. 4. Das Gehirn von *Teretrurus rhodogaster* (*Uropeltidae*). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

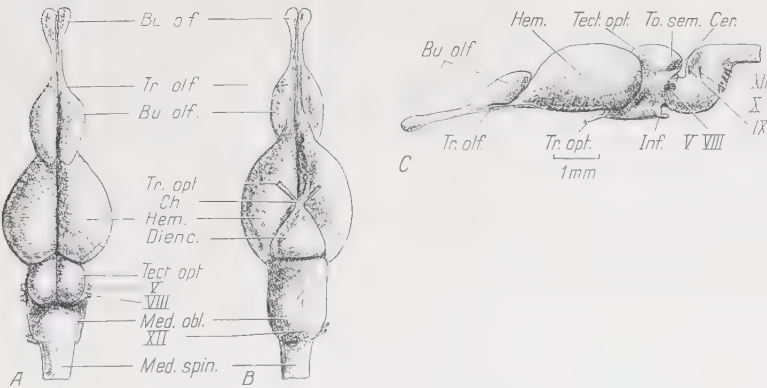
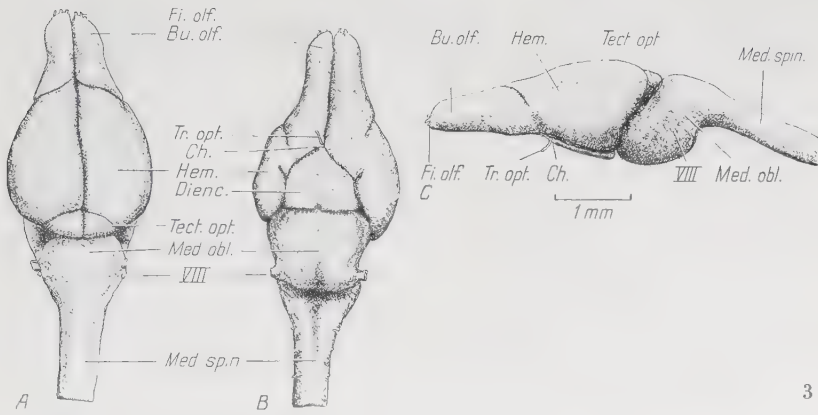
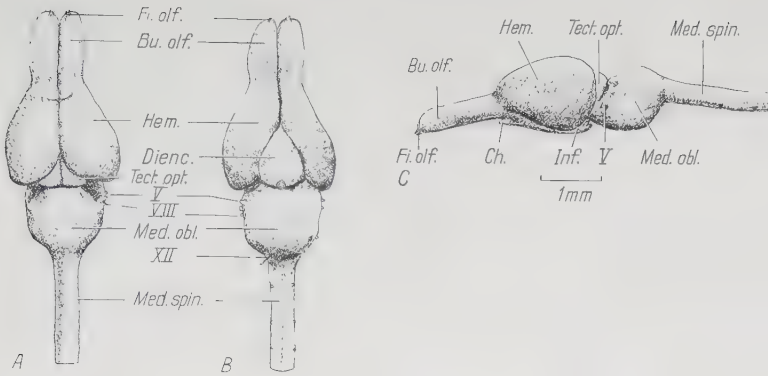


Abb. 2. Das Gehirn von *Typhlops vermicularis* (Typhlopidae). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

Abb. 3. Das Gehirn von *Leptotyphlops humilis humilis* (Leptotyphlopidae). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

dach verbirgt. Die Nackenbeuge ist ebenso bemerkenswert. Durch das Ausmaß der beiden Beugen und durch einen großen bilateralen Durchmesser hat das verlängerte Mark seine Masse konzentriert und ist längs gestaucht.

Leptotyphlops humilis humilis (*Leptotyphlopidae*, Abb.3): Dieses Gehirn sieht demjenigen von *Typhlops* sehr ähnlich. Die Verkürzung der Bulbi olfactorii ist noch stärker. Die Bulbusmasse sitzt so dicht am Hemisphärenkörper, daß die beiden, von dorsal, ventral und lateral gesehen, zusammen einen fast einheitlichen Umriß aufweisen. Zwischen ihnen findet sich derselbe Sulcus wie bei *Typhlops*; er zieht von mediodorsal bis lateroventral. Die Stauchung der Medulla oblongata ist gleichartig wie bei *Typhlops*.

Teretrurus rhodogaster (*Uropeltidae*, Abb.4): Das Gehirn von *Teretrurus* weist zwar teils auch Verkürzungs- und Stauchungserscheinungen auf, weicht aber doch in mancher Hinsicht von den beiden oben beschriebenen Typen ab. Bulbus olfactorius und Hemisphäre sind nicht verkürzt; zwar ist die Bulbusmasse kaudal konzentriert. Die geringe dorsale Überlappung der Hemisphäre durch den Bulbus bewirkt auch hier die Bildung eines markanten Sulcus. Ein kleiner Teil des Bulbus liegt sehr rostral. Medioventral ist jederseits der Tractus olfactorius als eigentlicher Faserzug zu erkennen. Die Tractus optici sind ein wenig besser ausgebildet als bei *Typhlops* und *Leptotyphlops*. *Teretrurus* hat ein winziges Infundibulum, das kaudal von der flachen Basis des Diencephalons absteht. Tectum opticum und Tori semicirculares, deren Ausbildung in der gleichen Größenordnung liegt, bieten sich, da kein Sulcus tectotegmentalis in Erscheinung tritt, nicht als Vierhügelplatte dar. Das Cerebellum ist, wie das der Schlangen allgemein, kleiner als bei Echsen. Es ist aber wie bei Echsen am kaudalen Mittelhirndach aufgewölbt. Die Massenkonzentration der Medulla oblongata wird weniger durch bilaterale Verbreiterung, sondern vielmehr durch starke Formung von Brücken- und Nackenbeuge bewirkt.

Am äußeren Bau der Gehirne dieser drei Wülschlangen sind zwei Sachverhalte, die beide als Folge der Anpassung an das Leben unter der Erde verstanden werden dürfen, hervorzuheben. Einerseits betrifft es die massenmäßige Ausbildung einzelner Hirnteile, andererseits Verformungen des Gehirnes.

Zusammenhängend mit der Augenreduktion sind die Tractus optici und das Tectum opticum zurückgebildet. Der Gliedmaßenverlust und die damit verbundene weniger differenzierte

Bewegungskoordination führen zu einer Verkleinerung des Cerebellum.

Die Hemisphären und Bulbi olfactorii sind, verglichen mit denen von Echsen und höheren Schlangen, nicht reduziert. Auch die Medulla oblongata ist voll ausgebildet. Trotz der Reduktionen im Mittelhirn und Cerebellum stellt sich bei diesen kleinen Wühlformen das Raumproblem. Die Tatsache, daß kleine Formen ohnehin ein relativ größeres Gehirn aufweisen und eine Verkürzung des Schädels als Anpassung an die grabende Lebensweise auftritt, erklärt die Verkürzung der vorderen Hirnregion durch Heranrücken der Bulbi olfactorii an die Hemisphären und die starke Beugenbildung. SPATZ und STEPHAN [1961] haben bei «Kopfwühlern» der Säugetierklasse konvergente Verformungen beschrieben. Das verkürzte, aber gleichwohl massige Gehirn liegt bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* in einer erhöht verknöcherten Gehirnkapsel geschützt. BELLAIRS und UNDERWOOD [1951] weisen darauf hin, daß diese Verfestigung auch bei höheren oberirdisch lebenden Schlangen erhalten sei. Im Hinblick darauf, daß die wühlende Form den primitiven Schlangentyp darstellt, ist dieser Aspekt festzuhalten.

Die beiden größeren Wülschlangen *Cylindrophis* und *Xenopeltis*, die ökologisch nicht so extrem sind, weisen Gehirne auf, die in manchen Punkten denen der Riesenschlangen gleichen.

Cylindrophis rufus (Anilidae, Abb.5): Das Gehirn ist in seiner Gesamtform lang und wirkt gar nicht gestaucht. Es besteht aber ein Unterschied zu den Echsen. *Cylindrophis* hat ungestielte Bulbi olfactorii. An der Stelle, wo die länglichen Bulbi an die Hemisphäre anschließen, findet sich der selbe kleine quere Sulcus wie bei den kleinen Wülschlangen. Die Medulla oblongata ist nicht durch Beugenbildung gestaucht. Gehirn und Schädel sind nur rostral verkürzt.

Die Tractus optici sind dünn und laufen nach der Kreuzung nicht sofort ins Zwischenhirn ein, sondern führen noch über eine kurze Strecke außerhalb weiter. *Cylindrophis* weist somit ein äußeres Chiasma auf (Abb.5 B). Das Infundibulum ist wenig vorstehend.

Das Mittelhirndach stellt sich als Vierhügelplatte dar, wobei sich die Colliculi posteriores (= Corpora bigemina posteriora) durch den schwachen Sulcus tectotegmentalis von den Colliculi anteriores (= Corpora bigemina anteriora) abzeichnen. Das Cerebellum, das an der kaudalen Kante median eingebuchtet ist, liegt als Platte über dem IV. Ventrikel. Die nach kaudal spitz auslaufende große Rautengrube wird jederseits von der mächtigen Flügelplatte wulstig um-

randet. Der Boden, die Grundplatte wird median durch den scharf ausgeprägten Sulcus ventralis eingeschnitten.

Xenopeltis unicolor (*Xenopeltidae*, Abb. 6): Wie bei *Cylindrophis* ist die Gesamtform gestreckt; Brücken- und Nackenbeuge sind gering betont und die Bulbi olfactorii und die Hemisphären sind in enger Nachbarschaft. Die Tractus optici sind dünn und laufen in das ventral

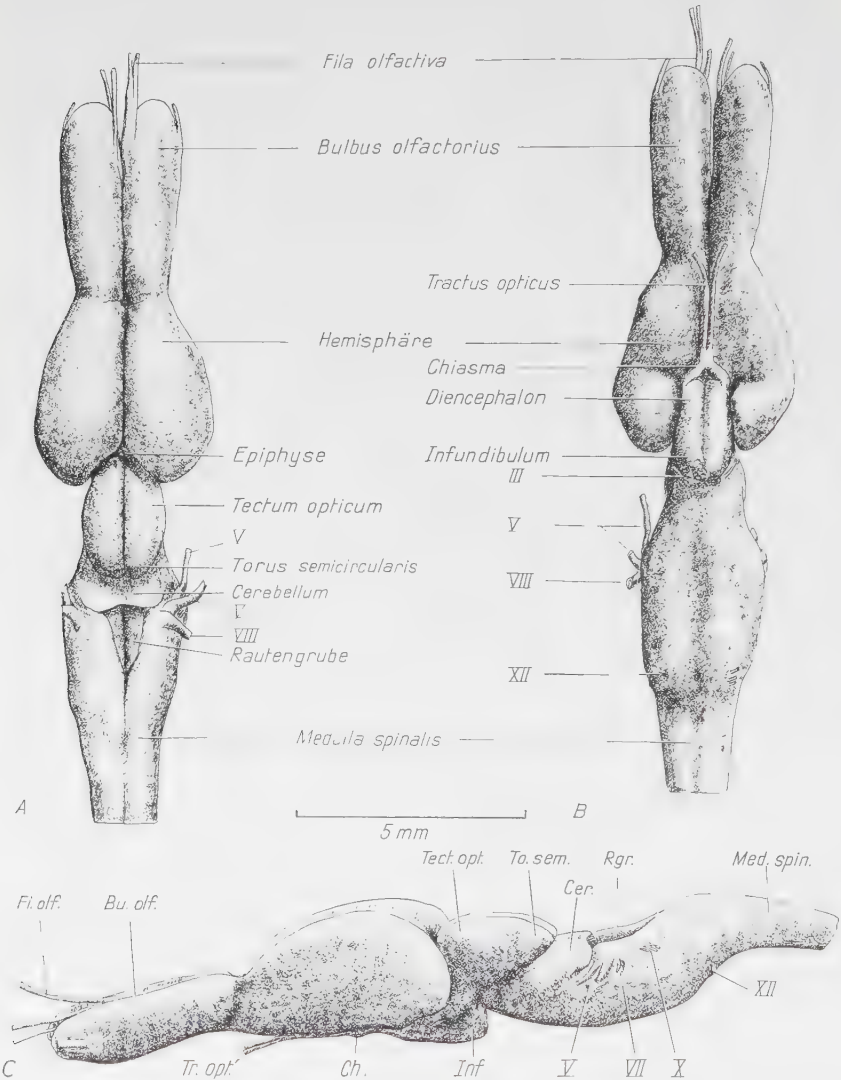


Abb. 5. Das Gehirn von *Cylindrophis rufus* (*Anilidae*). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

etwas abgehobene Diencephalon ein. Das Mittelhirndach ist deutlich als Vierhügelplatte gegliedert. Sehr kräftig treten die *Tori semicirculares* hervor. Eine für Schlangen eigenartige Gestalt weist das Cerebellum auf. Es ist wie bei den Echsen kaudal am Mittelhirndach aufgewölbt.

Eine weitere Besonderheit bietet der Bau der *Medulla oblongata*. Dadurch, daß die Flügelplatte, welche wulstartig die Rautengrube umgibt, rostral nicht bis zum *Corpus cerebelli* reicht, entsteht hinter dem letzteren eine weit ausladende Ventrikelpartie, die sich als sattelähnliche Vertiefung darstellt (Abb. 6 A, C). Mehr kaudal ist die

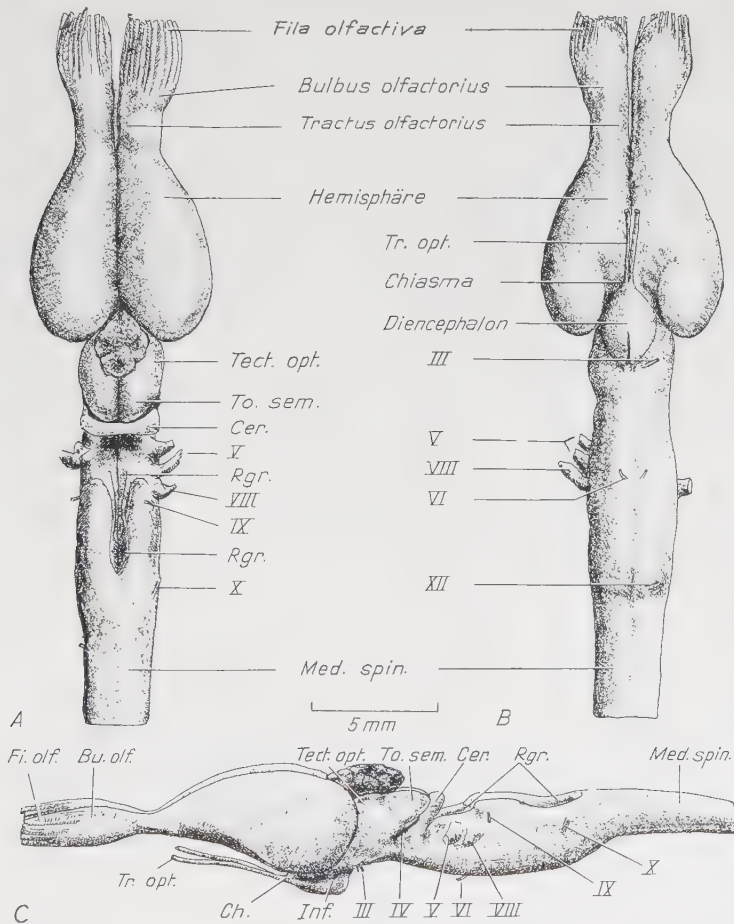


Abb. 6. Das Gehirn von *Xenopeltis unicolor* (*Xenopeltidae*). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

Rautengrube eine, von den Flügelplatten umrandete lange schmale Furche. In dieser sind der Sulcus ventralis und die Sulci limitantes klar erkennbar. Der erstere zieht rostral unter das Cerebellum, die beiden letzteren verlaufen sich im rostralen sattelförmigen Teil der Rautengrube.

Epicrates cenchris (Boidae, Abb. 7): Das Gehirn ist, verglichen mit dem einer Echse in seiner Längsachse, wenn auch nicht so stark wie bei den Wühlschlangen, deutlich verkürzt. Die massigen kurzen Bulbi olfactorii grenzen direkt an die Hemisphären. Die letzteren sind verhältnismäßig breit und kurz. Etwas besser als bei den oben besprochenen Wühlschlangen sind die noch immer gering entwickelten Tractus optici ausgebildet. Ventral steht das Infundibulum etwas ab. Das Mittelhirndach bietet sich als Vierhügelplatte dar, wobei die Tori semicirculares eindeutig kleiner als das Tectum opticum sind (bei Wühlschlangen liegen Vorder- und Hinterhügel in der gleichen Größenordnung).

Wie es auch für höhere Schlangen typisch ist, deckt das Cerebellum als fast horizontal liegende Platte den größten Teil der Rautengrube zu. Die Masse der Medulla oblongata ist, wie es bei höheren Schlangen nicht der Fall ist, örtlich konzentriert, indem Brücken- und Nackenbeuge auftreten; zudem weist dieser Hirnteil einen größeren bilateralen Durchmesser auf.

Bei *Epicrates* und *Boa*, oberirdisch lebenden Boiden, treten also einige Eigenheiten auf, die sich bei Wühlschlangen als charakteristisch deuten ließen.

Besonderheiten des Gehirnes bei primitiven Schlangen (Wühlschlangen und Boiden), verglichen mit den Verhältnissen von Echsen und höheren Schlangen

Telencephalon: Die paarigen Abschnitte des Telencephalons der Wühlschlangen unterschieden sich in der Regel nicht wesentlich von jenen der Boiden und höheren Schlangen, wohl aber von jenen der Echsen. Die Bulbi olfactorii sitzen unmittelbar vor den Hemisphären. Sie sind nicht durch lange Tractus, wie es bei zahlreichen Echsen der Fall ist, gestielt. *Teretrurus* fällt hier allerdings etwas aus dem Rahmen; die Bulbi bestehen aus einem größeren kaudalen Abschnitt, der die Hemisphären dorsal etwas überlagert, und einem rostralen Teil, der durch den Tractus gestielt ist.

Die Hemisphären sind bei allen hier untersuchten Squamaten einander in Form und Größe immer sehr ähnlich.

Hypothalamus: Im Gegensatz sowohl zu Echsen als auch zu höheren Schlangen bildet der Hypothalamus bei Wühlschlangen eine mehr oder weniger flache Platte. Das Infundibulum tritt somit im Umriß kaum in Erscheinung. Insbesondere gilt dies für die kleinen Gehirne von *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*, die allgemein durch wenig unterbrochene Umrisse auffallen.

Optisches System: Wie auf Grund der unterirdischen Lebensweise und der zurückgebildeten Augen erwartet wird, sind die optischen Zentren und Bahnen mit ihren Zusammenhängen (z. B. auch Augen-

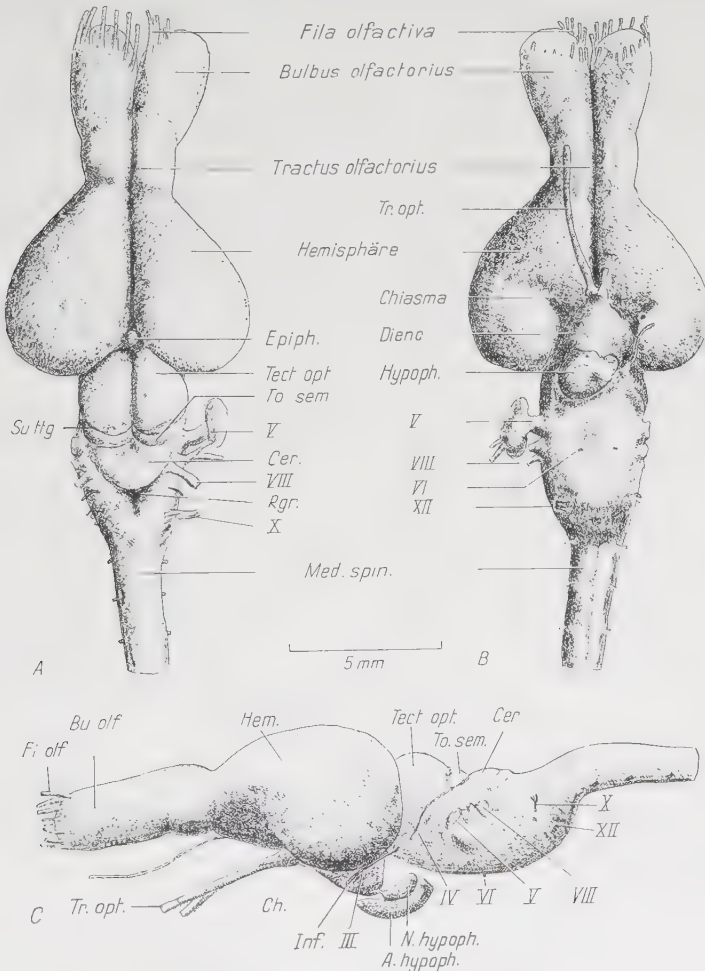


Abb. 7. Das Gehirn von *Epicrates cenchrus* (Boidae). A = von dorsal, B = von ventral, C = von lateral.

muskelnerven) von besonders geringer Ausprägung. Die Tractus optici sind bei Wühlschlangen und auch bei *Boa* und *Epicrates* im Gegensatz zu jenen der Echsen und höheren Schlangen sehr dünn. Sie laufen im nicht verdickten Chiasma horizontal ins Diencephalon ein.

Die Masse des Tectum opticum ist stark reduziert. Nicht verkleinert, vielleicht eher vergrößert ist die Masse der Tori semicirculares. Die äußere Gliederung des Mittelhirndaches in vier Hügel rührt daher, daß die vorderen Hügel (Tectum opticum) der Wühlschlangen, der Boiden und wenig auch der höheren Schlangen eine Rückbildung erfahren haben. Die hinteren Hügel können daher dorsal in Erscheinung treten, während sie bei Echsen, wo das Tectum groß ist, von diesem überdeckt werden.

Die Augenmuskelnerven sind ebenfalls reduziert. Zum Teil sind sie so klein, daß sie erst im mikroskopischen Präparat nachgewiesen werden können.

Cerebellum: Das Kleinhirn kann hinsichtlich der Lage und der Größe von dem der höheren Schlangen abweichen. Während bei den letzteren das Corpus cerebelli «schlangentypisch» als kleine Platte über dem rostralen Teil der Rautengrube liegt, wölbt es sich bei *Teretrurus* und *Xenopeltis* (es ist auch verhältnismäßig größer als bei den meisten Schlangen) wie bei den Echsen ans Mittelhirndach.

Medulla oblongata: Bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* ist die Masse der Medulla oblongata besonders konzentriert. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß diese Erscheinung als Folge der Ausprägung von Brücken- und Nackenbeuge und der geringen Vergrößerung des bilateralen Durchmessers erklärt werden kann.

Die Stauchung der Medulla oblongata und die Verkürzung und Verdickung der Bulbi olfactorii sind mit einer Anpassung des Schädels an die wühlende Lebensweise verbunden. Andererseits steht auch dadurch, daß die Medulla oblongata von *Cylindrophis* und *Xenopeltis* diese Merkmale nicht zeigt, die Möglichkeit einer Platzeinsparung gerade bei den Kleinformen offen. Da sich aber gerade die Gehirnform von *Boa* und *Epicrates*, großen oberirdisch lebenden Schlangen, jener der kleinen Wühlschlangen nähert, dürfte diese Erscheinung nicht bloß das Ergebnis einer Spezialisierung, sondern auch einer Abstammungsgeschichte sein.

Unter allen Charakteristika der zu untersuchenden Squamatengehirne sind die Eigenheiten des optischen Systemes am auffälligsten. Dieser Bereich soll nun im folgenden mikroskopisch der beschreibenden und vergleichenden Untersuchung unterzogen werden.

IV. Das optische System

A. Diencephale Anteile des optischen Systemes

Der Tractus opticus

Entsprechend der unterschiedlichen Entwicklung des Sehapparates variiert auch der Durchmesser des Tractus opticus bei den untersuchten Squamaten beträchtlich. Der Tractus ist bei Boiden und Wülschlangen wesentlich dünner als bei manchen Echsen und höheren Schlangen. Besonders stark ist dessen Reduktion bei den kleinen Wülschlangen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*. So ist die Querschnittfläche eines Tractus opticus bei *Teretrurus* ungefähr 3000mal kleiner als bei *Varanus indicus*, etwa 500mal kleiner als bei *Lacerta sicula* und 1100mal kleiner als bei *Malpolon monspessulanus*. Obschon diese absoluten Zahlen keinen direkten Vergleich erlauben, da die Gehirne in der Größe variieren, geben sie doch einen deutlichen Hinweis auf die starke Reduktion bei den kleinen Wühlformen.

Von größerem Interesse als die quantitativen Differenzen sind die strukturellen Unterschiede. ARMSTRONG [1951] schreibt, daß der Tractus opticus von *Natrix natrix* in kleine Einzelbündel aufgeteilt ist. Die Fasern eines Einzelbündels sind um eine zentrale Zellsäule angeordnet. Diese besteht aus Gliaelementen, deren Bedeutung nicht bekannt ist. Die Struktur ist vom Augapfel bis zum Chiasma anzutreffen.

WALLS [1963] weist auf diese Erscheinung bei Schlangen als eine für Sauropsiden einzigartige hin. Da nur bei einigen höheren Schlangen etwas über diese Struktur bekannt ist, stellt sich nun die Frage nach der Variation bei den hier untersuchten Arten.

Wie bei *Natrix* setzt sich der Tractus opticus auch bei *Malpolon* aus solchen Einzelbündeln zusammen. Auf 0,4 mm² Querschnittfläche sind im Mittel acht solcher Einzelbündel angeschnitten. In einem derartigen Bündel bilden die Fasern eine Art «Rohr» um die Glia-säule. Die Wanddicke des «Faserrohres» ist gleich oder ein wenig größer als der Durchmesser der Gliazellsäule. Bei *Vipera* sind es auf gleicher Querschnittfläche etwa elf. Das «Faserrohr» bildet eine dünnere Wand und enthält damit eine geringere Anzahl Fasern, während die Gliazellsäule dasselbe Ausmaß aufweist.

Das Faser- und Gliamaterial sind bei diesen beiden höheren Schlangen dicht gepackt. Dagegen ist bei *Boa* der Aufbau eher locker. Die Einzelbündel haben einen größeren Durchmesser. Im Mittel sind nur

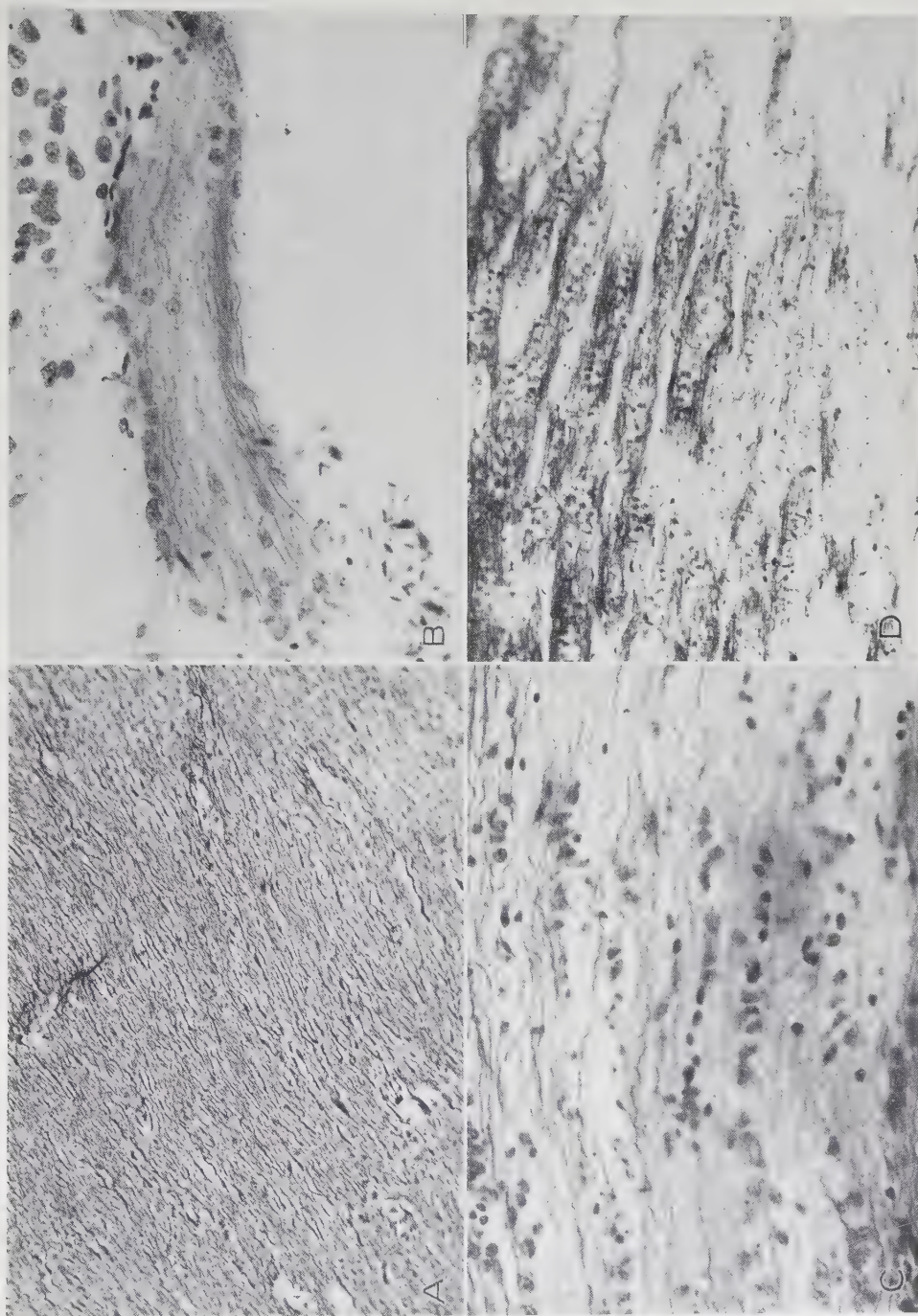
etwa fünf solcher Bündel auf einer Querschnittfläche von $0,4 \text{ mm}^2$ angeschnitten. Die Gliazellsäule ist ausgeweitet, so daß ihr Durchmesser die Dicke der lockeren Faserwand übertrifft.

Bei Wühlschlangen weicht die Differenzierung des Tractus von der «schlangentypischen» ab. Die Gliazellsäulen sind nur teilweise oder aber gar nicht vorhanden; außerdem ist der Tractus nicht in Einzelbündel gegliedert. Der dünne Tractus opticus von *Teretrurus* (Abb. 8 B) weist keine Gliederung in Einzelbündel auf; die Gliazellkerne sind nicht geordnet. Der Faserzug macht den Eindruck eines gering ausgebildeten Tractus einer Echse. Im Falle von *Cylindrophis* (Abb. 8 C) sind relativ viele Gliazellen zu beobachten, die im Tractus streckenweise völlig ungeordnet zwischen den Fasern eingestreut sind, sich aber besonders im distalen und auch im ganz proximalen Teil zu Säulen zusammenschließen. Die Fasern bilden aber dennoch keine, um diese Gliazellen geschlossenen Einzelbündel, sondern verlaufen dort, wo kein Glia-material ist, in homogener Dichte.

Ähnlich liegen die Dinge bei *Xenopeltis*. Im proximalen Abschnitt des Tractus sind sehr wenige Gliazellen regellos gestreut, distaler bilden sie Säulen. Eine solche Zellsäule erreicht den Umfang wie bei einer *Boa*. Die Fasern laufen wie bei *Cylindrophis* nicht in Einzelbündeln, sondern in gleichmäßiger Dichte.

Die Anordnungen im Tractus opticus von *Cylindrophis* und *Xenopeltis* einerseits und bei *Boa* und *Malpolon* andererseits sind insofern ähnlich, als daß Gliazellsäulen, wenn auch bei diesen Wühlschlangen etwas weniger ausgeprägt, überhaupt auftreten. Der Unterschied besteht aber in der Lage der optischen Fasern. Bei *Cylindrophis* und *Xenopeltis* macht der Tractus als Faserzug einen ausgesprochen einheitlichen Eindruck. In das mehr oder weniger homogene Bündel sind die stellenweise auftretenden Gliazellsäulen längs eingelagert. Im Gegensatz dazu ist bei *Boa* und *Malpolon* der Tractus gegliedert. Die Fasern der Einzelbündel nehmen zu den Gliazellsäulen eine

Abb. 8. Der Aufbau des Tractus opticus vor dessen Eintritt in die Chiasmaregion. A = *Varanus fl.*: bei Echsen typische gleichmäßige Verteilung der Fasern, wenige Gliazellen in unbestimmter Anordnung gestreut. B = *Teretrurus*: reduzierter Tractus opticus, gleichmäßig verteilte Fasern, Gliazellen am Rande und unregelmäßig im Tractus verteilt. C = *Cylindrophis*: Teils sind die Gliazellen in Säulen angeordnet, teils sind sie gestreut; die Fasern sind mehr oder weniger gleichmäßig verteilt. D = *Boa*: Jede Gliazelle hat um sich einen «Fasermantel»; eine solche Einheit stellt ein Einzelbündel dar. Viele solcher Einzelbündel bilden zusammen den Tractus opticus. Weitere Erklärungen im Text.



fixierte Lage ein, indem sie um diese herum angeordnet sind. Zwischen den Einzelbündeln sind Zwischenräume.

Überblickend betrachtet läßt sich feststellen, daß der Aufbau des Tractus opticus eine intermediäre Stellung zwischen Echsen und Schlangen einnimmt, wobei der Tractus von *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* eher echsen-, jener von *Cylindrophis* und *Xenopeltis* eher schlangenähnlich strukturiert ist. Interpretieren wir diese Tatsachen im Sinne der Hypothese von WALLS (p.68), dann läßt sich folgendes Bild entwerfen:

Der Bau bei *Teretrurus*, einer Wühlschlange mit stark reduziertem optischem System, sieht durchaus dem einer Echse gleich; nur ist eine quantitative Rückbildung eingetreten. In dieser Weise mag es auch bei einem ancestralen Schlangentypus ausgesehen haben. *Teretrurus* weist darauf hin, daß der «schlangentypische» Aspekt erst im Rahmen des Wiederaufbaus des optischen Systemes entstanden sein kann. Im Laufe des Wiederaufbaus hat sich die Zahl der Fasern vergrößert, und die Gliazellen haben sich streckenweise zu Zellsäulen

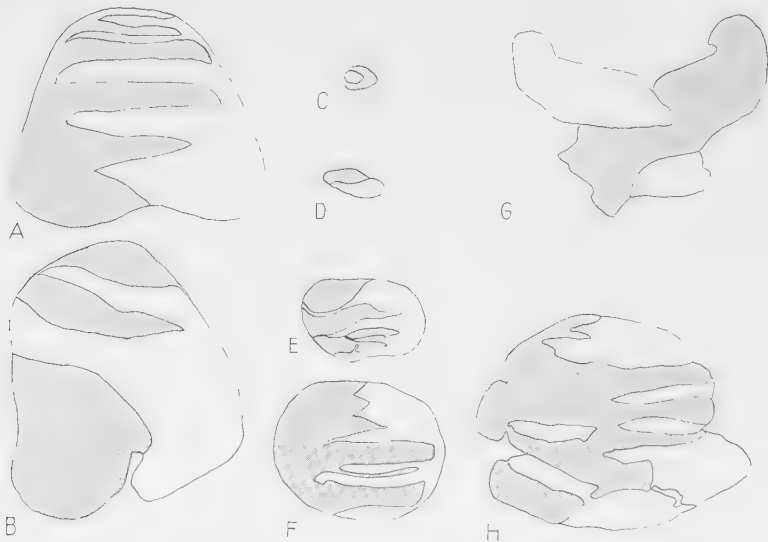


Abb. 9. Die Aufteilung der beiden optischen Nerven im Chiasma opticum bei A = *Varanus*, B = *Lacerta*, C = *Teretrurus*, D = *Cylindrophis*, E = *Xenopeltis*, F = *Epicrates*, G = *Malpolon* und H = *Vipera*. Die Darstellungen beziehen sich auf die Höhe der maximalen Aufteilung des Tractus opticus. Die grauen Felder bezeichnen den rechten, die weißen Flächen den linken Tractus opticus. Vergrößerungen: A *Varanus* $\times 10$, G *Malpolon* $\times 13\frac{1}{3}$, alle übrigen $\times 33\frac{1}{3}$.

zusammengelagert. Dieses Stadium hat sich in den rezenten Formen *Cylindrophis* und *Xenopeltis* erhalten. Auf die Bildung dieser Zellsäulen, die man als einen ersten Prozeß bezeichnen kann, folgte ein zweiter Ablauf. Der Faseranteil lagerte sich dicht um die Gliazellsäulen. So bildeten sich diese für Schlangen charakteristischen Einzelbündel, von denen jedes in der Mitte die Gliazellsäule enthält, wie dies bei *Boa* und höheren Schlangen der Fall ist.

Im Entwicklungsgang, in dem sich die Einzelbündel gebildet haben, müssen die Gliazellsäulen auf die optischen Fasern eine zur Umlagerung anziehende Wirkung ausgeübt haben. Darüber kann aber weiter nichts ausgesagt werden, da ja die Funktion dieser Glia selbst unbekannt ist.

Das Chiasma opticum

Die Art und Weise, wie sich im Chiasma opticum die Tractus optici aufteilen und kreuzen, ist bei den hier untersuchten Echsen und Schlangen sehr unterschiedlich. Gross [1903] hat anhand eines Vergleichs bei verschiedenen Echsen, colubriden Schlangen, Schildkröten und beim Alligator festgehalten, daß die Zahl der Blätter, in die sich jeder Tractus opticus zum Durchgang durch das Chiasma aufspaltet, variiert, und daß innerhalb einer Art individuelle Unterschiede in der Überlagerung der rechten über die linken Blätter oder umgekehrt bestehen.

Dann nennt er auch Formen (*Emys europaea*, ein Teil des Chiasmas von *Chamaeleon vulgaris*), bei denen sich der Tractus in sehr feine Teilbündel, die sich alternierend oder unregelmäßig überkreuzen, zerlegt.

Bei *Varanus indicus* spaltet sich jeder Tractus in sechs Bündel, von denen jedes beim Eintritt in die Chiasmaregion die Form eines abgeflachten Balkens (= Blatt nach Gross) einnimmt und sich zwischen zwei Blätter des gegenüberliegenden Tractus hindurchzwängt. Die saubere Aufteilung in ziemlich gleichmäßige Bündel ist im Querschnitt (Abb. 9 A) gut zu sehen. Die Blätter spalten sich nicht mehr weiter auf; sie sammeln sich nach der Überkreuzung wieder, um im Diencephalon auf der anderen Seite in lateral-dorsokaudaler Richtung weiter zu ziehen.

Eine entsprechende Blätterbildung zeigt das Chiasma von *Lacerta sicula* (Abb. 9 B), nur spaltet sich jeder Tractus in drei Blätter. Zum Vergleich wurden noch zwei andere Echsen, nämlich *Tarentola* und *Chalcides* untersucht. Auch hier teilt sich der Tractus in die Blätter

(bei beiden Formen sind es ungefähr fünf). Das Chiasma opticum dieser vier Echsen hat gemeinsam, daß sich jeder Tractus in balkenförmige Teilbündel, die zwischen jenen des Tractus der anderen Seite durchlaufen, gliedert. Alle gleich großen Teilbündel erfahren im Chiasma keine weitere Aufteilung, so daß die Zahl der Blätter distal und proximal dieselbe bleibt.

Die Zahl der Blätter, in die ein Tractus sich aufspaltet, scheint kaum mit dessen Größe zu korrelieren. Der Eindruck eines solchen Zusammenhanges könnte beim Vergleich von *Varanus* und *Lacerta* entstehen, aber gerade der Tractus opticus von *Chalcides*, der dünner ist, als derjenige von *Lacerta*, spaltet sich beinahe so vielfältig auf, wie der sehr große Tractus von *Varanus*.

Ein anderes Bild zeigen einige Schlangen. Die primitiven Formen *Xenopeltis* und *Epicrates*, dann aber auch die evoluierte *Vipera*, zeigen nicht die bei den Echsen festgestellte regelmäßige Aufspaltung des Tractus opticus im Chiasma. Im rostralen Teil des Chiasmas scheint sich zwar eine regelmäßige Aufspaltung anzubahnen, doch finden im weiteren Verlauf fortwährend neue unregelmäßige Aufspaltungen statt, so daß die vielen Teilbündel schließlich von sehr unterschiedlicher Gestalt und Größe sind (Abb. 9 E, F und H). Die Vielfalt des Kreuzungsmusters hängt hier offensichtlich mit der Größe der optischen Bahnen zusammen.

Bei den Wülschlangen *Teretrurus* und *Cylindrophis*, die kleine Tractus optici besitzen, ist das Chiasma sehr einfach gebaut. Im Falle von *Teretrurus* gabelt sich der rechte Tractus (Abb. 9 C) in zwei Bündel, von denen das eine dorsal, das andere ventral des linken Bündels die Kreuzung vornimmt. Bei *Cylindrophis* gabelt sich keiner der Tractus; der rechte Zug läuft dorsal über den linken. Sicher hängt hier die einfache Struktur von der Kleinheit der optischen Nerven ab.

Eine besondere Struktur, die von derjenigen der bisher erwähnten Schlangen stark abweicht, weist das Chiasma von *Malpolon* auf. Jeder der großen Tractus teilt sich in nur zwei Bündel auf. Im Verlauf durch das Chiasma findet keine weitere Aufgliederung statt. Dies verleiht dem Chiasma einen einfachen Aufbau (Abb. 9 G). Bei einer anderen colubriden Schlange, bei *Natrix natrix* sind die Verhältnisse gleich.

Der Gedanke, daß auch das quantitative Moment, das heißt die Zahl der den Tractus bildenden Fasern die Chiasmastruktur mitbestimmen könnte, ist höchstens bedingt richtig. Gewiß besteht ein solcher Zusammenhang bei *Cylindrophis* und *Teretrurus*, wo die ge-

ringe Entwicklung des Tractus die Aufspaltung im Chiasma begrenzt. Bei Formen mit stärker entwickelten Nerven kann der Bau hingegen einfach oder kompliziert sein. Ferner wäre es zu gewagt, anhand von Chiasmastrukturen Charakteristika von Echsen und Schlangen eindeutig festzuhalten. Echsen haben ein aus den regelmäßigen blattförmigen Teilbündeln des Tractus aufgebautes Chiasma.

Die Schlangen verhalten sich in dieser Beziehung weit weniger einheitlich. Verwirklicht ist der einfachste Bau bei *Teretrurus* und *Cylindrophis*, die einen kleinen Tractus haben. Bei denjenigen Schlangen, die mehr optische Fasern besitzen, treten einerseits unregelmäßige Zergliederung des Tractus (*Xenopeltis*, *Epicrates*, *Vipera*), andererseits Teilung desselben in nur zwei Bündel (*Malpolon*, *Natrix*) auf.

Die Interpretation, daß das Chiasma der Wülschlangen eine stufenweise abgebaute Struktur der Echsen ist, und daß ein Wiederaufbau bei höheren Schlangen zu einer neuen Gliederung geführt hat, ist in dieser generellen Weise möglich. Doch darf eine Erklärung für die Gliederung des Chiasmas nicht nur in phylogenetisch-historischer Sicht versucht werden. Gerade die Möglichkeit der Individualvariation weist auf den wesentlichen Einfluß entwicklungsmechanischer Vorgänge beim Aufbau des komplizierten Faserzuges hin.

Der Verlauf durch den Thalamus

Nach der beinahe vollständigen Überkreuzung im Chiasma opticum laufen die optischen Fasern, wie es von zahlreichen Autoren beschrieben wurde, in zwei Faserzügen zum Tectum opticum.

Der Tractus opticus marginalis läuft an der lateralen Oberfläche des Diencephalons und enthält den Hauptanteil der Fasern.

Der Tractus opticus axillaris spaltet sich median ab und zieht als lockeres Bündel durch den lateralen Thalamus. In diesem Gebiet liegen zwei Kerne, der Nucleus ovalis und der Nucleus geniculatus lateralis, die beide mit dem Tractus opticus zusammenhängen.

Der im rostrolateralen Thalamus gelegene Nucleus ovalis wird von optischen Fasern durchlaufen (ARMSTRONG [1951], ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY [1960]). Unmittelbar kaudal schließt der mächtige Nucleus geniculatus lateralis an. Dieser besteht aus einer medialen Zellplatte und einem lateralen Neuropil (Abb. 10 A). In diesen Kern gelangen einerseits von rostroventral Fasern aus dem Tractus opticus axillaris, und andererseits biegen Axone aus dem marginalen Tractus ins Neuropil ab, wo sie endigen. ARMSTRONG vermutet hier

ein axo-dendritisches Synapsensystem, durch das die Impulse zur medialen Zellplatte gelangen. Vom Nucleus aus zieht der Fasciculus geniculatus descendens zum Tegmentum; dann laufen auch Fasern zum Tectum opticum.

Die eben erwähnten Strukturen sind nun bei den diskutierten Squamaten von unterschiedlicher Ausprägung. Es sei vorausgeschickt, daß bei den kleinen Wühlschlangen die Mehrzahl der diencephalen Kerne schwer zu umgrenzen ist. Die Nuclei haben zwischen sich kaum Zwischenräume, sondern nur Zonen mit geringerer Streuungsdichte der Zellen. Dieses Phänomen mag wohl in direkter Korrelation mit der Aufrechterhaltung von Hirnstrukturen bei einer Volumenreduktion des Gehirnes stehen. Angesichts dieser zytoarchitektonisch unklaren Gliederung sind lediglich qualitative Vergleiche sinnvoll.

Der Nucleus ovalis ist aber bei *Teretrurus*, wie auch bei *Lacerta*, *Xenopeltis*, *Boa* und höheren Schlangen ein wohl umgrenzter Kern, dessen kleine Zellen ziemlich dicht gestreut sind. Bei *Typhlops* und *Leptotyphlops* ließ sich dieser Kern nicht mit Sicherheit umreißen und nachweisen. *Varanus* und *Cylindrophis* haben einen deutlichen, aber schlecht umgrenzten Kern, dessen Zellen locker gestreut sind. Der Nucleus ovalis ist, wenn nachgewiesen, bei den verschiedenen Squamaten nicht sehr unterschiedlich ausgeprägt.

Die Abspaltung des Tractus opticus axillaris vom Hauptfaserzug vollzieht sich bei *Lacerta* und *Varanus* in ganz ähnlicher Weise. Nach der Trennung sind die beiden Anteile deutlich gesondert. Hingegen ist bei Schlangen die Aufspaltung wohl festzustellen, doch sind der marginale Tractus median, und der axillare Tractus gesamthaft unscharf begrenzt. Bei *Vipera* und *Malpolon* ist der axillare Tractus in unregelmäßige kleine Teilbündel aufgesplittert. Ferner ist der mediane Rand des marginalen Tractus unscharf, da sich fortwährend zahlreiche Einzelfasern in dorsomedialer Richtung ablösen.

Bei *Typhlops* und *Leptotyphlops* konnte kein axillarer Tractus gefunden werden. Die wenigen Fasern des marginalen Zuges sind in loser Anordnung. Beide Tractusteile sind bei *Teretrurus* zu finden, wobei «intermediäre» Fasern weder mit Sicherheit als marginal, noch als axillär bezeichnet werden können. Weil die Zuordnung schwierig ist, sind nur wenige Fasern mit Bestimmtheit als axillare Komponente zu bezeichnen.

Bei *Cylindrophis* ist dieser Tractus nicht sicher nachzuweisen; zahlreiche Fasern spalten sich vom marginalen Bündel ab und ziehen

gleichmäßig locker verteilt in Richtung des Nucleus geniculatus lateralis. Bei *Xenopeltis* und *Boa* ist die Differenzierung dieselbe wie bei *Malpolon* und *Vipera*; sie stehen den letzteren allerdings an Zahl der Fasern beträchtlich nach.

Diese Auflockerung des Tractus opticus axillaris und der mediansten Teile des Tractus opticus marginalis bei den Schlangen geht mit der Auflösung der strengen Anordnung im Nucleus geniculatus lateralis Hand in Hand. ARMSTRONG [1951] erwähnt, daß bei *Natrix* zwar der Aufbau dieses Nucleus im Grunde genommen gleich wie bei *Lacerta* und anderen Reptilien ist, daß aber die mediale Zellplatte weniger differenziert ist.

Der Nucleus geniculatus lateralis von *Lacerta*, *Varanus*, *Chalcides* und *Tarentola* (auf Grund der Literatur allgemein der Echsen) weist die oben erwähnte Gliederung in die mediale Zellplatte und das

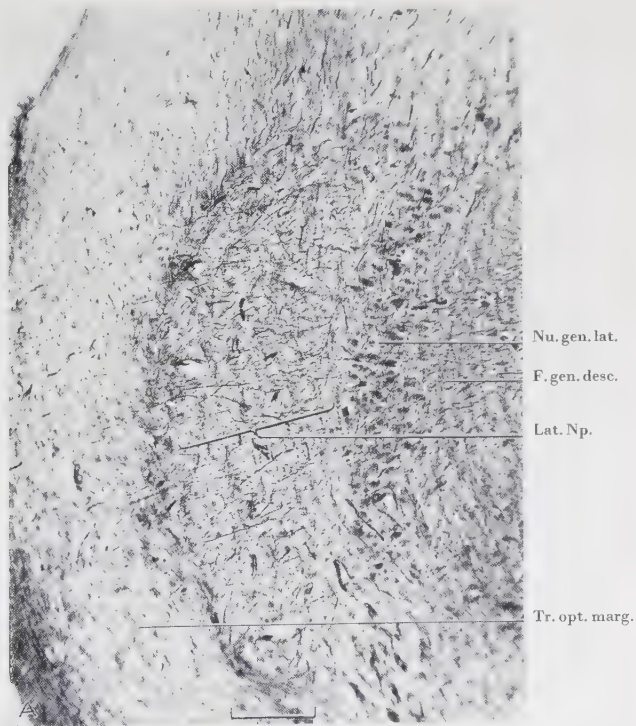


Abb. 10. Der Nucleus geniculatus lateralis bei A = *Lacerta* s., B = *Teretrurus rh.*, C = *Boa c.*, D = *Xenopeltis u.* und E = *Malpolon m.* Erläuterungen im Text. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm. Färbungen: A, B und D Albumosesilber/Kresylviolett, C Luxol/Kresylviolett, E Albumosesilber. (Abb. 10 B–E siehe p. 25.)

laterale Neuropil auf (Abb. 10 A). Nebst der schmalen medialen Zellplatte, die sich aus mittelgroßen und kleinen Zellen zusammensetzt, sind sehr wenige Zellen auch im lateralen Neuropil zu finden; diese liegen vorwiegend nahe am Rand des marginalen Tractus. Die Fasern, die aus dem marginalen Tractus ins laterale Neuropil abzweigen, stammen nicht nur aus dem medianen Wandbereich dieses Tractus, sondern ebenso aus sehr lateral gelegenen Zonen. Die letztgenannten Fasern durchqueren den Tractus rechtwinklig zu seiner Verlaufsrichtung, bevor sie ins Neuropil gelangen. Fasern des axillaren Tractus endigen von rostroventral einlaufend im lateralen Neuropil.

Beiden untersuchten Schlangen weicht die Gestaltung der Kern- und Faseranordnung von der eben beschriebenen ab. Bei *Boa*, *Malpolon* und *Vipera* ist die mediale Zellplatte kein streng umgrenzbarer Kern; sie ist so aufgelockert, daß eine große Zahl der Zellen im lateralen Neuropil liegt (Abb. 10 C, E). Die Streuungsdichte der Zellen nimmt sukzessive von median nach lateral ab. Verglichen mit der scharfen Trennung von Zellplatte und Neuropil bei *Lacerta*, sind die beiden Regionen bei diesen Schlangen morphologisch durchdrungen. Die Auflösung der prägnanten Form der Zellplatte drückt sich auch darin aus, daß der Nucleus geniculatus lateralis rostral und kaudal unscharf begrenzt ist.

Die lose Streuung der ins laterale Neuropil einlaufenden Fasern scheint bei *Boa*, *Malpolon* und *Vipera* mit dessen Auflösung der strengen Form zusammenzuhängen. Marginale Fasern zweigen hauptsächlich von der medianen Wand des Tractus ab, und in verschwindend kleiner Zahl kommen sie aus dem Inneren des Tractus. Auf der gesamten Breite des Neuropils ziehen von rostroventral her Fasern hinein, von denen die mediansten den axillaren Tractus ausmachen. Die Lateraleren können keinem der Tractus mit Sicherheit zugeordnet werden.

Bei den Wühschlangen ist der Nucleus geniculatus lateralis entsprechend dem dünnen Tractus opticus ebenfalls klein. Bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* (Abb. 10 B) sind wenige Zellen, die nahe am medianen Thalamus liegen, entlang dem Tractus opticus angeordnet. Die Zellen sind so nahe am Faserzug gelegen, daß kein Neuropilraum auftritt.

Im Falle von *Cylindrophis* und *Xenopeltis* (Abb. 10 D) ist der Nucleus geniculatus lateralis von den medianeren Thalamuskerngebieten abgesondert. Die Zellen sind wie bei *Malpolon* und *Vipera* ins laterale Neuropil gestreut. Das letztere ist spärlich ausgebildet und

tritt allerdings nicht einheitlich, sondern in unterschiedlicher Ausprägung entlang dem Zellgebiet auf. Die Fasern, die in den Kern laufen, sind bei *Cylindrophis* Abtrennungen des marginalen Tractus.

Bei *Xenopeltis* sind es in erster Linie Abspaltungen des marginalen Faserzuges; etwas weiter median läuft der schwache Axillartractus, der sich von den marginalen Fasern nicht deutlich, aber doch erkennbar abhebt.

Der Nucleus geniculatus lateralis hat sich in der Phylogenese der Schlangen so verändert, daß die Lagebeziehung seiner beiden Grundregionen, der medialen Zellplatte und des lateralen Neuropils, neuartig ist. Sie sind morphologisch durchdrungen.

Im Hinblick auf spätere Ausführungen über Strukturen im Tectum opticum sei hier die Auffassung der teilweisen Rückbildung und des Wiederaufbaus des gesamten optischen Systemes in der Stammes-

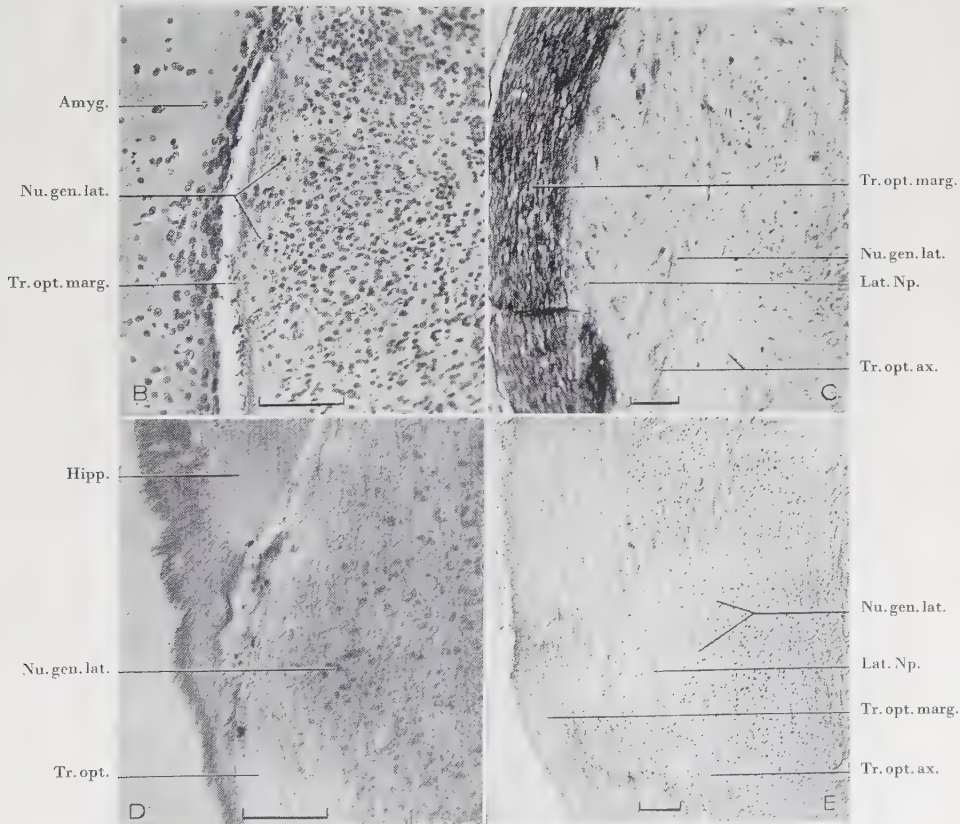


Abb. 10 B–E. (Legende siehe p. 23.)

geschichte der Schlangen in Betracht gezogen. Aus dieser Sicht stellt die neue Anordnung von Zellplatte und Neuropil der höheren Schlangen das Produkt des Wiederaufbauprozesses aus dem reduzierten Nucleus einer ancestralen Form dar.

Bei der Reduktion zur ancestralen Struktur ging bei einer quantitativen Rückbildung die klare Gliederung in Zellgebiet und Neuropil weitgehend verloren. Als Beispiel, wie ein solches ancestrales Ausgangsstadium differenziert war, darf die Struktur, wie *Xenopeltis* sie aufweist, angenommen werden. Aus einem derartigen gering entwickelten Zell- und Faserkomplex dürfte sich die quantitative Steigerung im Zuge der Phylogenese zu oberirdisch lebenden Schlangentypen ohne strukturelle Umgestaltung vollzogen haben. Die Durchdringung von medialer Zellplatte und lateralem Neuropil blieb erhalten.

Die strukturell und quantitativ sehr weitgehende Rückbildung dieser Kernzone bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* ist als Folge einer zusätzlichen Spezialisierung zu verstehen.

Präectale Kerne

Im präectalen Gebiet sind drei Kerne, in welchen Fasern des Tractus opticus endigen, zu erwähnen. Es sind der Nucleus geniculatus praetectalis, der Nucleus lentiformis mesencephali und der Nucleus posterodorsalis.

Der Nucleus geniculatus praetectalis weist bei *Lacerta* (Abb. 11 A) und *Varanus*, ähnlich wie der Nucleus geniculatus lateralis, eine mediale Zellregion und eine laterale Neuropilzone auf. Der zelluläre Anteil liegt ventral vom Nucleus lentiformis mesencephali; also in einiger Entfernung vom peripher ziehenden Tractus opticus.

Bei *Malpolon* (Abb. 11 B) und *Vipera*, nach ARMSTRONG [1951] auch bei *Natrix natrix*, ist der Kern mehr lateral am Tractus opticus gelegen; damit ist kein Neuropil ausgebildet. Bei sämtlichen untersuchten Wühlschlangen konnte dieser Kern nicht nachgewiesen werden.

Der Nucleus lentiformis mesencephali hat bei *Lacerta* (Abb. 11 A), *Varanus*, *Boa* und *Malpolon* dieselbe Struktur und Lage. Auch dieser Kern ist bei keiner der Wühlschlangen nachzuweisen.

Ein besonderes Interesse verdient der Nucleus posterodorsalis. In diesen Kern, der jederseits dorsolateral über der Commissura posterior liegt, zweigen einige Fasern aus dem Tractus opticus ab. ARMSTRONG erwähnt, daß der Nucleus bei *Natrix* auffallend ist und

median vom Tectum opticum eine kleine Hervorragung bildet. Als Beispiele unter den Echsen nennt er *Anolis*, bei dem der Nucleus mäßig ausgeprägt ist, und *Lacerta*, die einen sehr kleinen Kern hat. Die hier untersuchten Echsen zeigen dasselbe; bei *Chalcides* ist der Nucleus posterodorsalis mäßig ausgeprägt, und bei *Tarentola*, *Lacerta* (Abb. 12 A) und *Varanus* ist er sogar ausgesprochen klein. Er besteht nur aus wenigen locker gestreuten Zellen.

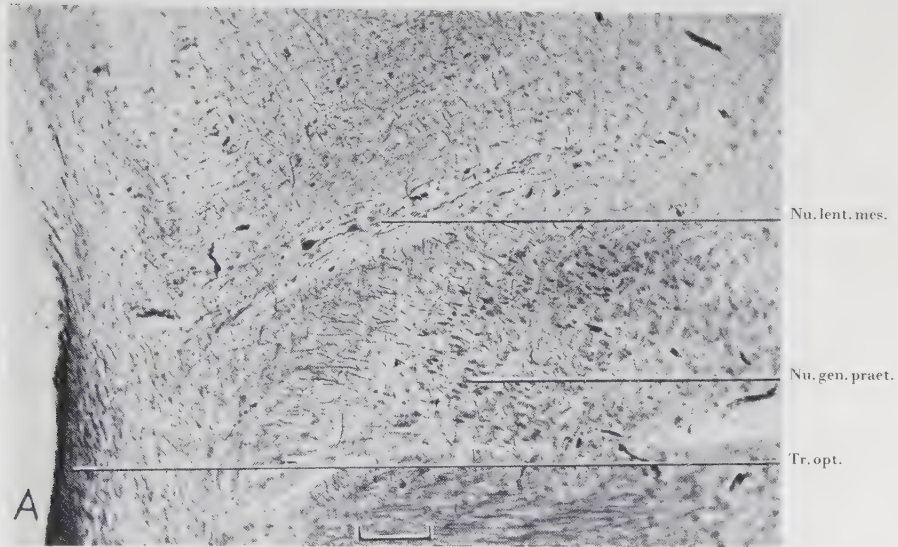


Abb. 11. Der Nucleus geniculatus praetectalis bei A einer Echse (*Lacerta*) und B einer höheren Schlange (*Malpolon*). Färbungen: A Albumosesilber/Kresylviolett, B Luxol/Kresylviolett. Die Maßeinheiten bedeuten 0,1 mm. (Abb. 11 B siehe p. 28.)

Im Falle der beiden Kleinwühschlangen *Typhlops* und *Leptotyphlops* hebt sich dieser Kern, der nur sehr wenig reduziert ist, als klare Struktur hervor. Bei *Teretrurus* (Abb. 12 B) ist er deutlich umgrenzt und quantitativ demjenigen von *Lacerta* ebenbürtig. Stärker ausgebildet ist er bei den beiden Formen *Cylindrophis* und *Xenopeltis* (Abb. 12 C). Sehr auffällig ist der Kern bei *Boa* und *Malpolon* (Abb. 12 D). Bei *Vipera* ist er eigenartigerweise eher klein und diffus.

Die Besonderheit des Nucleus posterodorsalis besteht darin, daß er bei Schlangen nicht reduziert, sondern mit Ausnahme von *Typhlops* und *Leptotyphlops*, verglichen mit dem Kern der Echsen, vergrößert ist. Er mag wohl bei manchen Schlangen (z. B. *Teretrurus*, *Cylindro-*

phis, *Xenopeltis*, *Boa*, *Malpolon*) funktionell an Bedeutung zugenommen haben.

Strukturelle und quantitative Betrachtungen in den folgenden Kapiteln werden am sehr fein differenzierten Tectum opticum weitere Zusammenhänge der besprochenen Squamaten verdeutlichen.

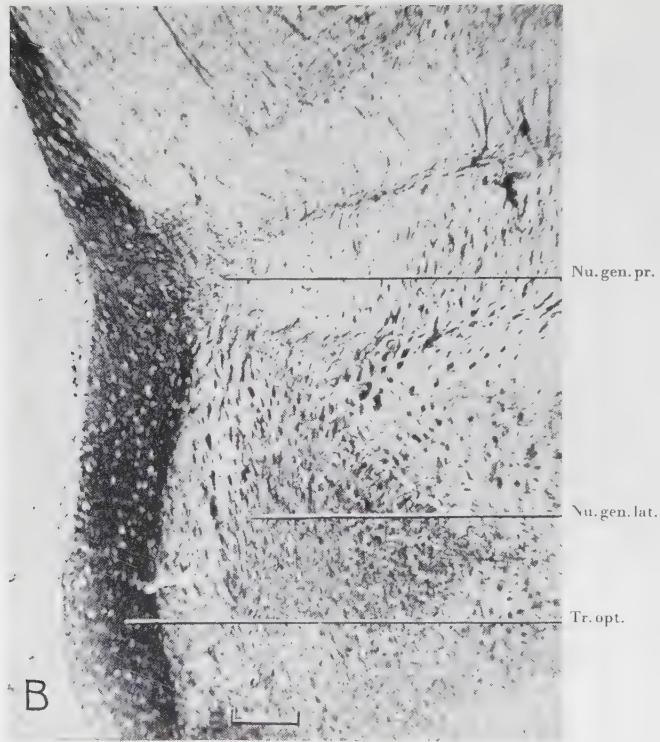


Abb. 11 B. (Legende siehe p. 27.)

B. Das Tectum opticum

Die Gestalt des Tectum opticum

Die Variation des Tectum opticum in Größe und Gestalt ist bei den Squamaten beträchtlich. Wenn auch das Tectum bei Echsen (*Lacerta*, *Varanus*) und höheren Schlangen (*Malpolon*, *Vipera*) recht ähnlich ist, weichen Form und Ausmaß bei primitiven Schlangen erheblich

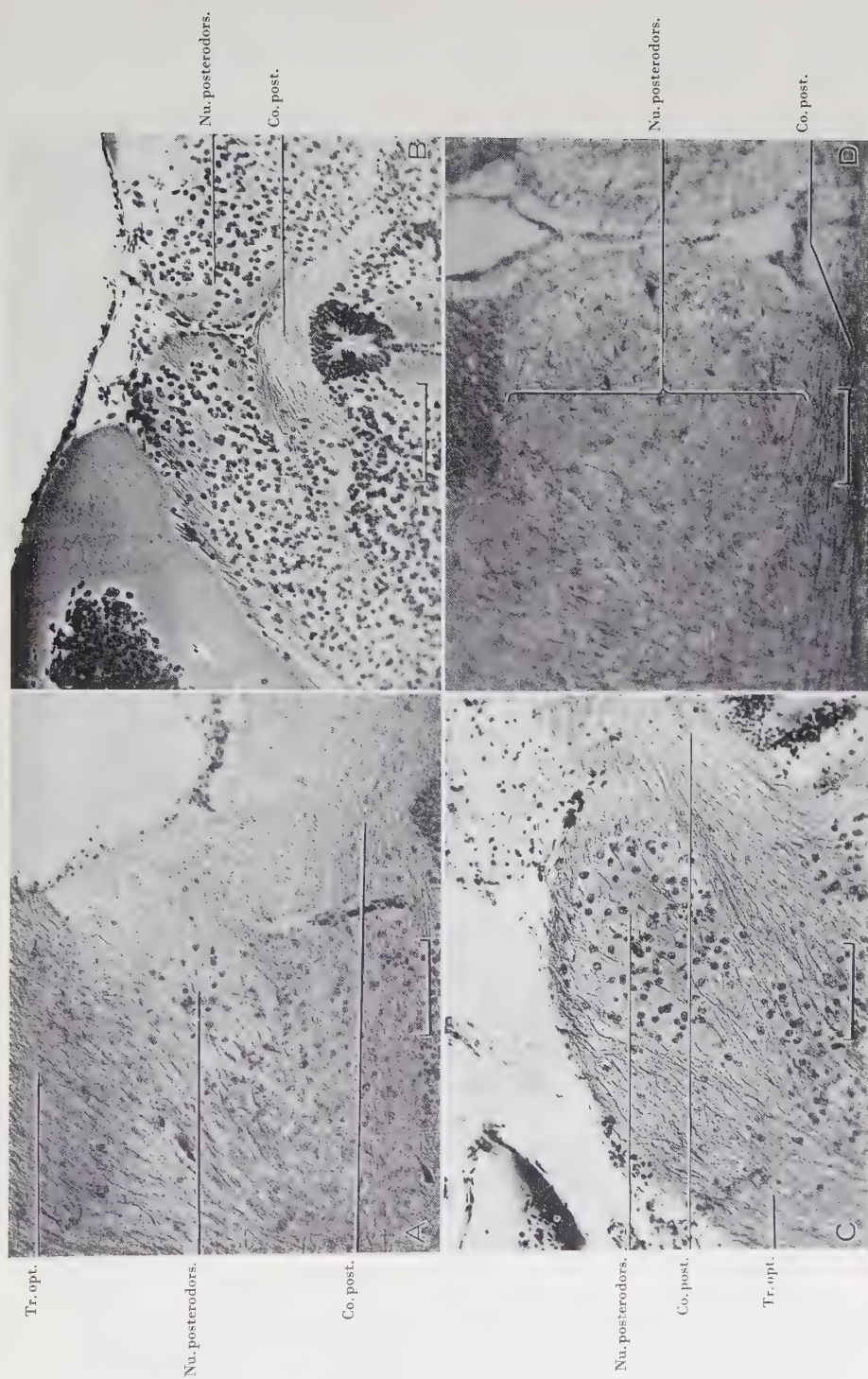


Abb. 12. Der Nucleus posterodorsalis bei A — *Lacerta s.*, B = *Tereirurus rh.*, C = *Xenopeltis u.* und D = *Malpolon m.* Erklärungen im Text. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm. Färbungen: A, B und C Albumose-silber Kresylviolett, D Luxol/Kresylviolett.

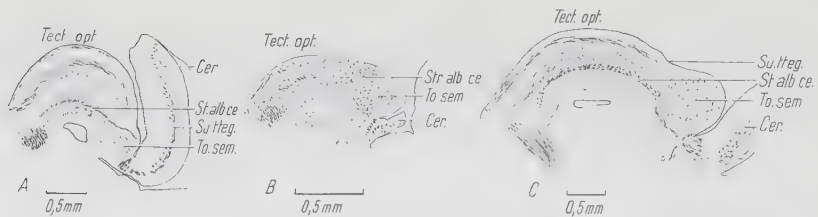


Abb. 13. Ausbildung von Tectum opticum und Torus semicircularis bei A = *Lacerta s.*, B = *Teretrurus rh.* und C = *Epicrates c.* Parasagittalschnitte durch das Mittelhirndach.

von der «Standardsituation» des Mittelhirndaches der Reptilien (ausgebildet als zwei paarige Halbkugeln) ab. Bei Wühlschlangen und besonders bei den Boiden trennt ein mehr oder weniger deutlicher Sulcus tectotegmentalis die Colliculi anteriores von den hervortretenden Colliculi posteriores (z. B. Abb. 7 A). Bei diesen Schlangen, deren Augen wenig bis stark reduziert sind, scheint die Rückbildung hauptsächlich die optisch rezeptorischen Zentren des Tectum opticum erfaßt zu haben, während die, im acustico-optischen System eingeschalteten Tori semicirculares in geringerem Maße in Mitleidenchaft gezogen wurden (Abb. 13). Diese Annahme wird dadurch bekräftigt, daß, wie die Histologie des Tectum opticum im folgenden zeigen wird, die ebenfalls zum acustico-optischen System gehörenden periventriculären Strata voll erhalten sind.

Die gedrungene Form des Tectum opticum der Wühlschlangen geht mit der Ausbildung des Ventrikels parallel. Während sich der Aquaeductus cerebri bei Echsen und höheren Schlangen mehr oder weniger voluminös beidseitig nach dorsolateral ins Tectum erstreckt, findet sich bei *Cylindrophis* und *Xenopeltis* nur eine geringe paarige Ausbuchtung (Abb. 14). Bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* beschränkt sich der Ventrikel nur auf die Mediane, wobei das Lumen minimal ist.

Es ist evident, daß die teilweise Rückbildung des Tectum opticum der Wühlschlangen auf deren unterirdische Lebensweise und die damit verbundene Rückbildung der Augen zurückzuführen ist.

Die Schichtung

HUBER und CROSBY [1933 a] haben im Zusammenhang mit den verschiedenen Zell- und Faserschichten auf die funktionale Gliederung des Tectum opticum hingewiesen. Die superfiziellen Schichten

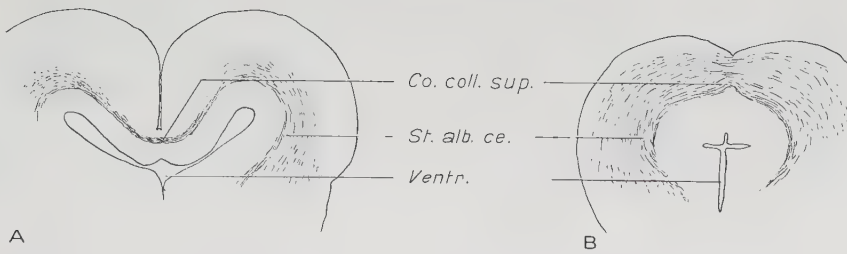


Abb. 14. Die dorsolaterale Auswölbung der vorderen Hügel und der Verlauf der Commissura colliculi superioris. Querschnitte durch das Mittelhirndach von A = *Malpolon monspessulanus*, einer oberirdisch lebenden Squamatenart und B = *Xenopeltis unicolor*, einer Wühlschlange.

sind rezeptorische Korrelationszentren, in erster Linie für optische Impulse; dann gelangen aber vom Rückenmark her durch spinotectale und trigeminotectale Bahnen auch Tast-, Schmerz- und Temperaturimpulse, und von den Cochleariszentren auditive Impulse in diese Schichten. Die zentralen Schichten bilden efferente Zentren und Fasern. Die periventrikulären Strata erhalten Impulse vom Torus semicircularis und von den somatischen dorsalen Thalamuszentren.

Es ist zu erwarten, daß diese drei Schichtgruppen bei den Vertretern der Squamaten unterschiedliche Ausprägung zeigen und daß ihr Verhältnis bei den Wühlschlangen, die ökologisch eine besondere Stellung einnehmen, verschoben ist.

PEDRO RAMON hat 1896 im Tectum opticum des *Chamäleons* 14 Zonen (Schichten) unterschieden. HUBER und CROSBY [1933b] haben diese auf Grund von morphologischen und funktionellen Gesichtspunkten und um die Vergleichbarkeit innerhalb der Vertebraten zu erleichtern, zu sechs Strata zusammengefaßt (Tabelle S. 32).

Es stellt sich nun die Aufgabe, bei Vertretern der verschiedenen Familien die Eigenheiten der Schichten, sowohl quantitativ als auch histologisch qualitativ zu untersuchen. Die histologische Betrachtung wird im folgenden Kapitel zur Darstellung kommen.

Für quantitative Untersuchungen ist nicht der Weg der Volumenbestimmung jeder einzelnen Schicht, sondern jener der Messung der Schichtdicke eingeschlagen worden. Da sich die Schichten vor allem in den rostralen und kaudalen Gebieten des Tectum opticum oft schwer abgrenzen lassen, könnten Volumina nicht genau ermittelt werden. Zur Untersuchung der Schichten und deren Dicke wurde für jedes Tectum opticum der Querschnitt gewählt, der das größte nach

Die 14 Zonen des Chamäleon
nach P. RAMON [1896]

Die Strata nach HUBER und
CROSBY [1933b] bei Echsen,
Schlangen, Schildkröten und
Krokodilen

14 Zone mit Fasern des Tractus opticus	Stratum opticum
13 Molekulare Zone, wenige Zellen, wenige Fasern des Tractus opticus	} Stratum fibrosum et griseum superficiale
12 Kleine Zellen; Faserplexus, der sich mit dem Tractus opticus fortsetzt	
11 Molekulare Zone, Endverästelungen optischer Fasern	
10 Zelluläre Zone	
9 Molekulare Zone, Dendriten, tiefste optische Fasern	
8 Zelluläre Zone mit 2–3 unregelmäßigen Zellreihen	} Stratum griseum centrale
7 Zone mit vielen unregelmäßig verteilten Neuronen	
6 Molekulare Zone mit vielen myelinisierten tangentialen Fasern	
5 Zelluläre Zone mit 3–5 Zellreihen	} Stratum album centrale Stratum griseum periventriculare
4 Molekulare Schicht mit Dendriten	
3 Zelluläre Zone mit 2–3 Zellreihen	
2 Molekulare Zone mit Dendriten und Fasern	Stratum album periventriculare
1 Ependym	

dorsolateral reichende Ausmaß des Tectums und des Ventrikels aufweist.

Die Abb. 15 zeigt, daß bei allen Formen die deutlichst erkennbare Schichtgrenze zwischen dem Stratum griseum periventriculare und dem Stratum album centrale liegt. Was die Proportionen anbetrifft, fällt auf, daß sowohl bei Echsen (*Lacerta*, *Varanus*), als auch bei höheren Schlangen (*Malpolon*, *Vipera*) die periventrikulären Schichten höchstens einen Drittel der gesamten Dicke des Tectum einnehmen. Anders sind die Verhältnisse bei Wühlschlangen und Boiden. Bei *Cylindrophis*, *Xenopeltis* und *Epicrates* nehmen diese inneren Schichten nahezu die Hälfte, bei den extremen Wühlern *Typhlops*, *Teretrurus* und *Leptotyphlops* fast zwei Drittel der gesamten Dicke des Tectum ein.

Die Tatsache, daß die Größe der Zellen und deren Zahl (in radialer Richtung) der periventrikulären Schichten bei den Wühlformen etwa die gleiche wie bei Echsen und höheren Schlangen bleibt (Abb. 16),

ist ein erster Hinweis darauf, daß die zentralen und die superfiziellen Schichten zurückgebildet sind. Auch die funktionale Zuordnung (p.30) läßt erwarten, daß nicht die nicht-optischen periventriculären Schichten, sondern die zentralen und superfiziellen Schichten reduziert sind. Daß die Zentralen eine Rückbildung aufweisen, hängt wohl mit deren Beziehung zu periphereren Zonen zusammen. Diese efferenten Strata haben durch Dendriten an der Oberfläche des Tectum mit optischen und nicht-optischen Fasern Kontakt und nehmen zum Teil im Stratum fibrosum et griseum superficiale verarbeitete Impulse auf (HUBER und CROSBY [1933 a]).

Das Stratum album periventriculare und das Stratum griseum periventriculare zusammen sind in ihrer Ausbildung, abgesehen von histologischen Anordnungen, bei allen untersuchten Formen etwa gleich. Die Abb. 16 zeigt bei einer Gleichsetzung der periventriculären Strata die Variation der zentralen und superfiziellen Schichten.

Von der periventriculären Schichtgruppe nehmen die innere weiße und die äußere graue Substanz bei Echsen je etwa die Hälfte der Dicke ein. Das Stratum griseum periventriculare ist bei Echsen in Zellreihen gegliedert; bei *Lacerta* sind es vier, bei *Varanus* eine bis zwei Reihen. Bei höheren Schlangen tritt eine solche Anordnung nie auf. Hier liegen die Zellen diffus und streuen sich noch ein wenig ins Stratum album periventriculare hinein. Die Wühlschlangen, *Boa* und *Epicrates* nehmen im Hinblick auf die Zellanordnung eine Zwischenstellung ein. Besonders bei *Teretrurus* und *Xenopeltis* sind Spuren einer Anordnung in Zellreihen deutlich zu erkennen. Außerdem sind locker gestreute Zellen im Stratum album periventriculare klar von den dicht gestreuten Zellen des Stratum griseum periventriculare abzugrenzen. Dagegen ist bei *Malpolon* und *Vipera* innerhalb der gesamten periventriculären Schichtgruppe eine kontinuierliche Dichteabnahme der Zellen nach ventrikelwärts zu beobachten.

Es ist allgemein bekannt, daß sich bei Schlangen im Gegensatz zu Echsen das Stratum album centrale ins Stratum griseum centrale erstreckt, so daß es peripher nicht genau begrenzbare ist. Insofern gleichen die Verhältnisse von *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* nicht so sehr dem Muster der Schlangen, als vielmehr demjenigen der Echsen (Abb. 16). Nach diesem Gesichtspunkt lassen sich diese drei kleinen Wühlschlangen kaum von den höheren Schlangen ableiten. Außerhalb dieses Zusammenhanges ist aber doch noch zu erwähnen, daß *Varanus* ähnlich den höheren Schlangen ein sich nach peripher ausdehnendes Stratum album centrale zeigt.

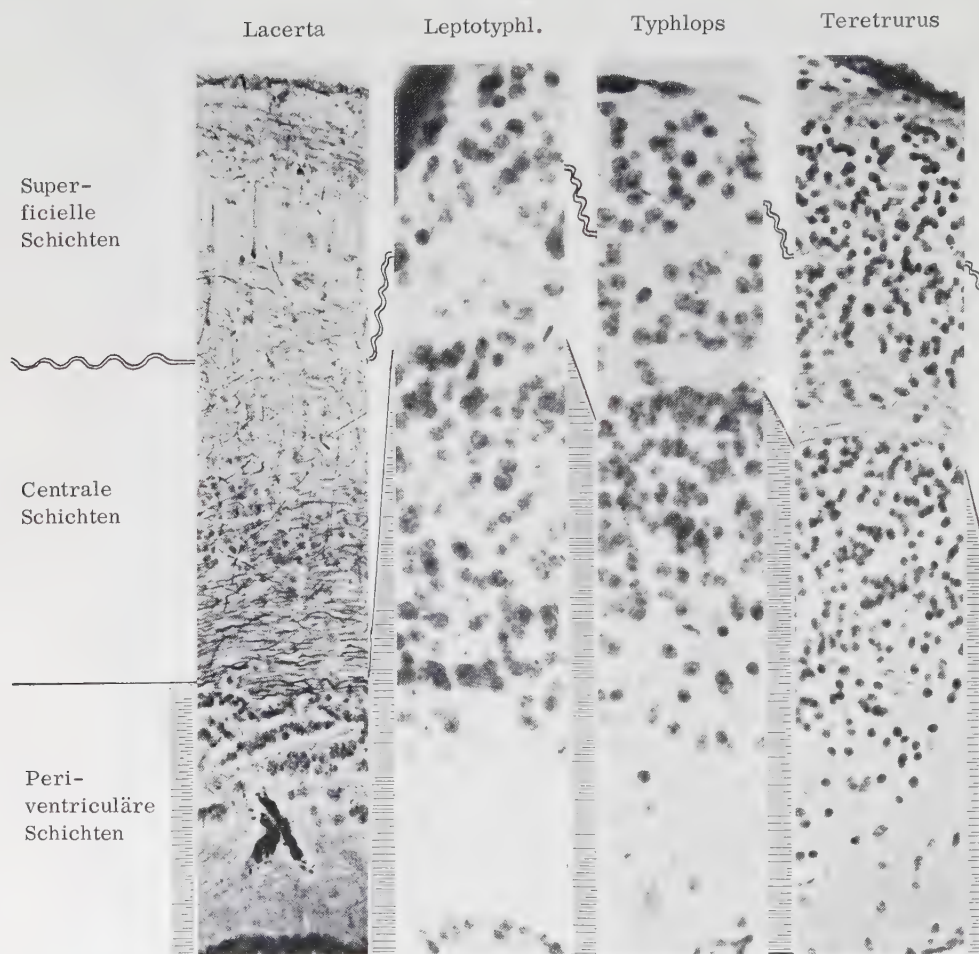
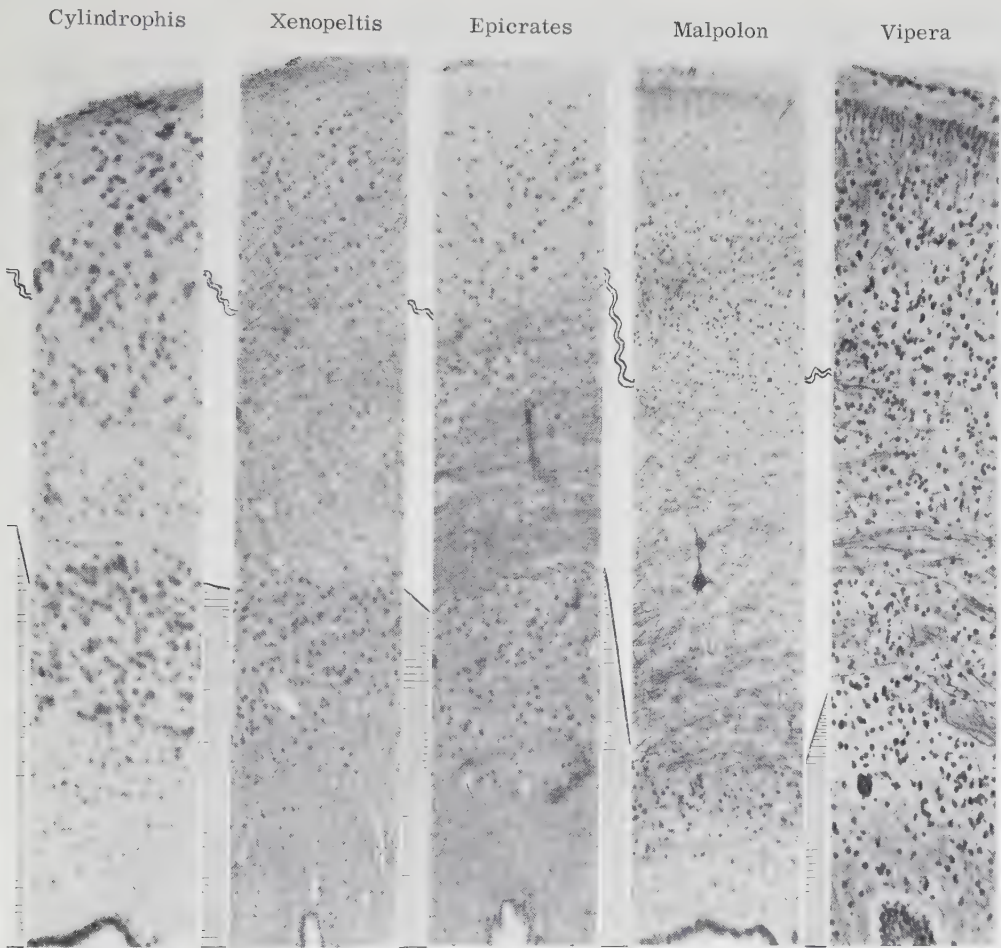


Abb. 15. Die Schichtung im Tectum opticum bei verschiedenen Squamaten. Jeder Bildstreifen zeigt die Schichtung vom Ependym (unten) bis zur superfiziellsten Zone (oben). Zwischen *Lacerta*, den Wühschlangen, *Epicrates* und den beiden höheren Schlangen bestehen Unterschiede in den Proportionen von periventriculären, zentralen und superfiziellen Schichten. Weitere Erklärungen im Text.

Das Stratum griseum centrale tritt bei *Malpolon* und *Vipera* als breite Zone auf, deren Zellen in peripherer Richtung dichter gestreut sind. Bei *Epicrates*, *Boa* und den Wühschlangen ist dieses Stratum bedeutend dünner. Während bei den meisten Schlangen die innere Grenze dieser Schicht unscharf ist, kann sie bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*, ähnlich wie bei *Lacerta*, gut eruiert werden.



Das Stratum fibrosum et griseum superficiale ist bei den Wühlschlangen, vor allem bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* bezüglich der Dicke und der Differenzierung in einzelne Zonen reduziert. Bei höheren Schlangen hat dieses Stratum zwar ein ähnliches Ausmaß wie bei *Lacerta*, ist aber weniger differenziert. Der genaue Aufbau dieses Stratum und speziell die Beziehungen zum Stratum opticum kommen später zur Diskussion.

Anhand der Abb. 17 wird eine teilweise Rückbildung der zentralen und superfiziellen Schichten bei Wühlschlangen ersichtlich. Der reduzierte Gesichtssinn geht mit der Rückbildung dieser Strata Hand in Hand. Diese Aussage wird allerdings erst durch die histologische

Analyse der nächsten Kapitel untermauert. Betrachtet man das Übersichtsbild der Schichten, so sind *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* teilweise auf Grund der Anordnung der Zellen näher zu den Echsen als zu den höheren Schlangen zu stellen.

Die Schichten des Tectum opticum bei Echsen, Wühlschlangen, Boiden und höheren Schlangen

Der Vergleich des Tractus opticus und des Nucleus geniculatus und die Gegenüberstellung der Schichtgruppen des Tectum opticum zeigen, daß die Wühlschlangen, da sie Merkmale der Echsen aufweisen, einem ancestralen Schlangentypus näher stehen als die höheren Schlangen. Ferner hat es sich ergeben, daß der Differenzierung im optischen System der höheren Schlangen ein reduzierter Zustand vorangegangen sein dürfte. Angenommen, daß dies auch für das kompliziert gebaute Tectum und dessen Feinstruktur gilt, erfordert der Vergleich eine genaue Analyse und eine möglichst einwandfreie Homologisierung der Schichten. Dies, weil erwartet wird, daß im Zuge des Wiederaufbaus ein, funktional jenem der Echsen ebenbürtiges, aber anders strukturiertes und möglicherweise nicht in allen Teilen homologes Gebilde aufgebaut wurde.

Wie es sich noch zeigen wird, genügt für eine solche Analyse die Gliederung in sechs Strata (HUBER und CROSBY [1933b]) nicht; hierzu müssen feinere Strukturgruppen, die 14 Zonen nach RAMON [1896] zugrunde gelegt werden.

a) Das Ependym

Diese periventriculärste Schicht, die Zone 1 (RAMON), zeigt bei den untersuchten Arten keine großen Verschiedenheiten (Abb. 16 und 18). Bei den kleinen Wühlschlangen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* ist das Ependym auf eine Zellschicht reduziert. Bei den übrigen untersuchten Arten umfaßt diese Schicht 1–3 Zellen in der Dicke, die mehr oder weniger in Reihen angeordnet (*Cylindrophis*) oder gestreut sind (*Malpolon*).

b) Das Stratum album periventriculare (Zone 2 nach RAMON)

Das Stratum album periventriculare zeigt bei Echsen, Wühlschlangen, Boiden und höheren Schlangen beachtliche Unterschiede. Es variiert hinsichtlich der Verteilung von Dendritenverästelungen und Fasern, des Gehaltes an Zellen und der Abgrenzung gegen das Stratum griseum periventriculare (Abb. 18).

Abb. 16. Die verschiedenartige Ausprägung der zentralen und superfiziellen Schichten im Vergleich zum relativ konstanten Ausmaß der periventrikulären Schichten. Bei den Wühlschlangen und bei *Epicrates* sind die beiden ersten Schichtgruppen reduziert. Mit dem strichierten Feld ist die Ausdehnung der periventrikulären Schichten bezeichnet. Weitere Erläuterungen im Text.

Vipera

Lacerta

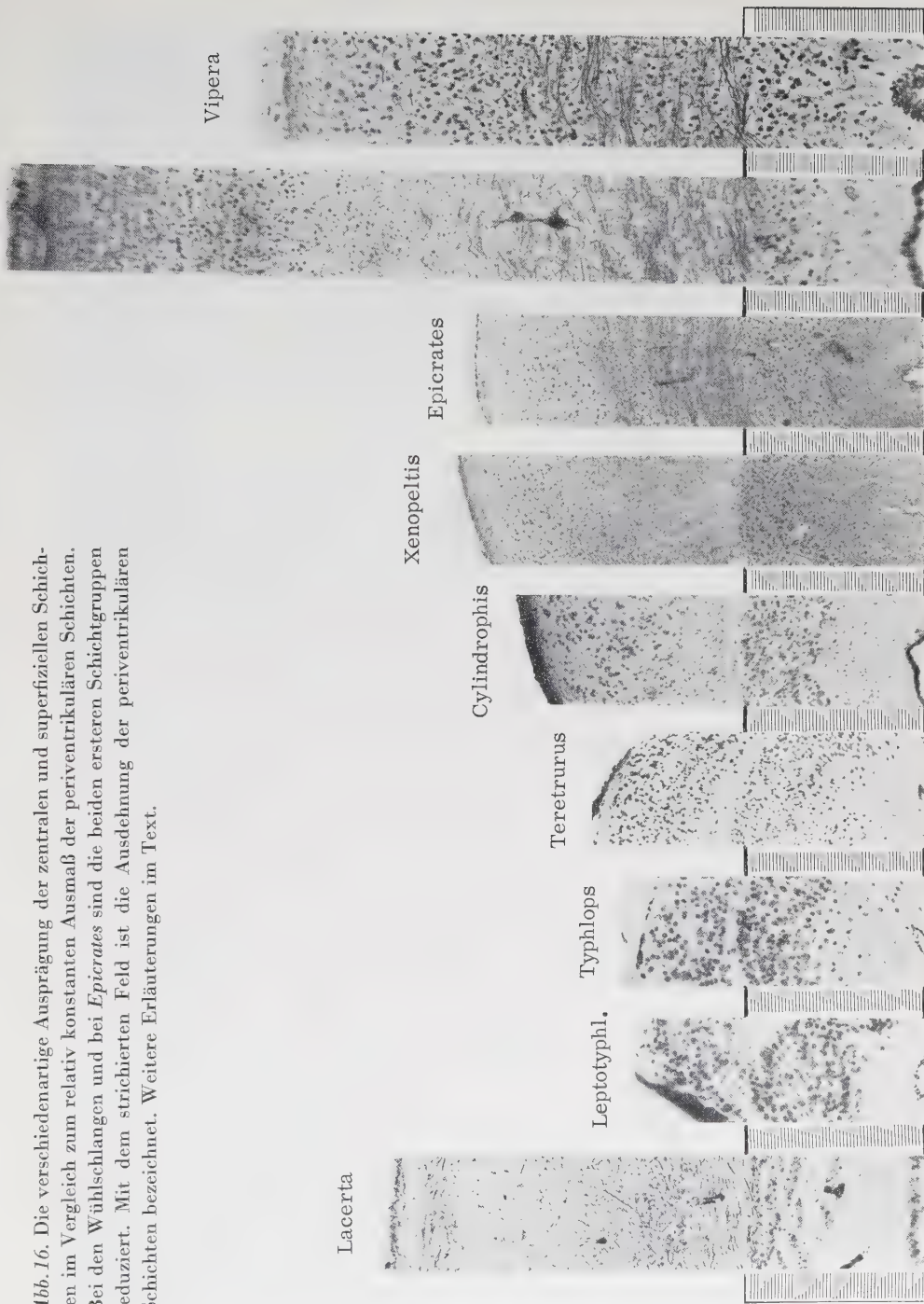
Xenopeltis
Epicrates

Cylindrophis

Tereturus

Typhlops

Leptotyphl.



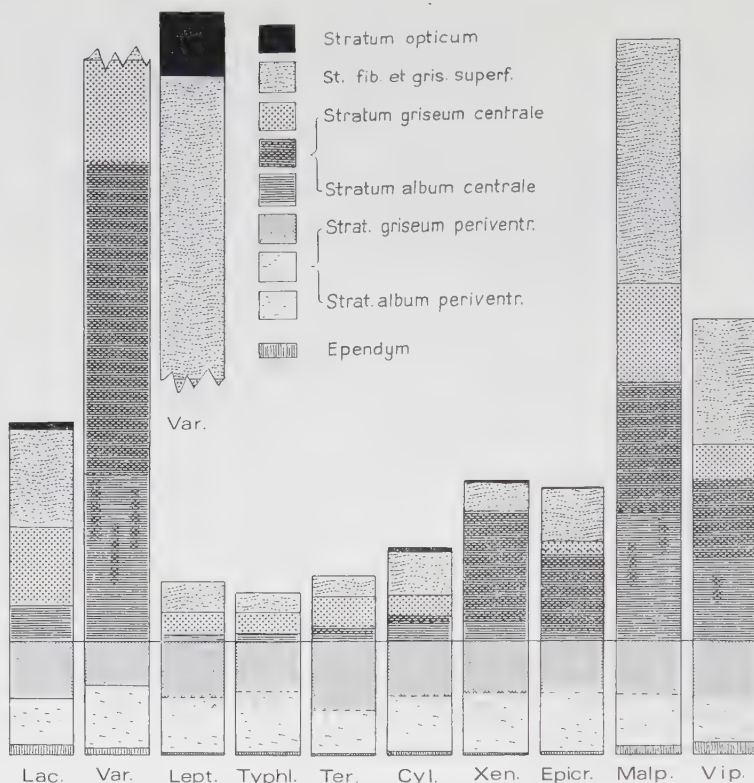
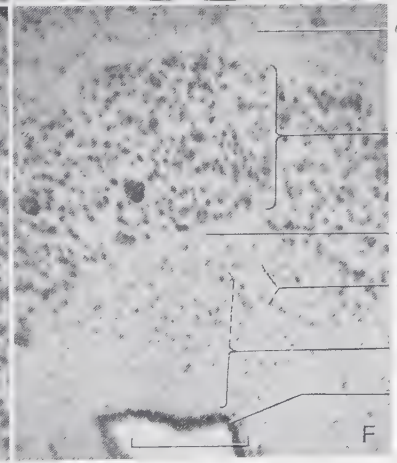
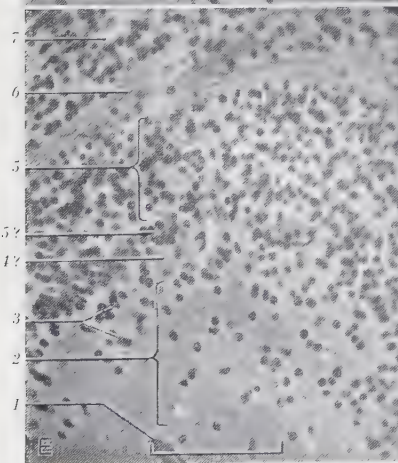
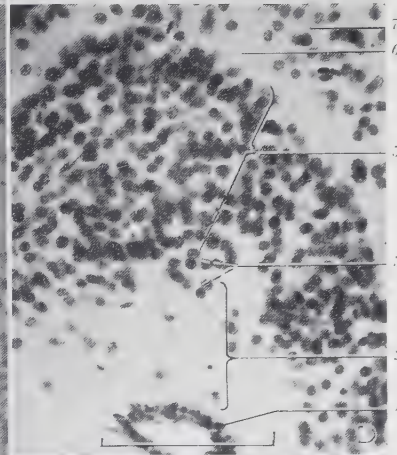
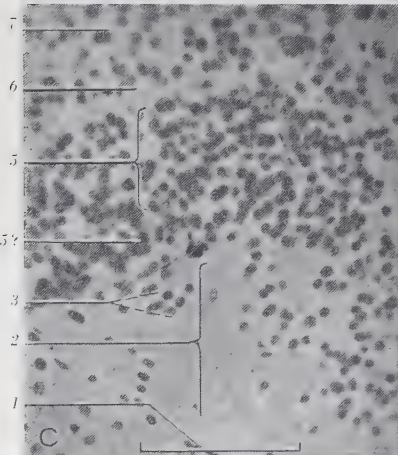
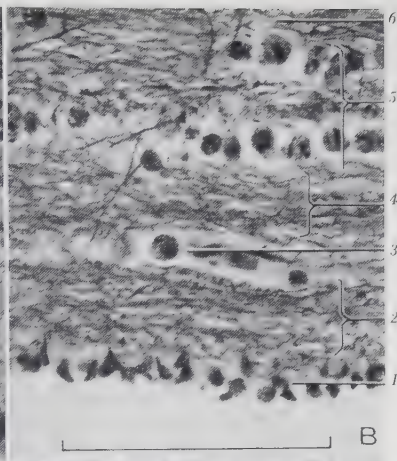
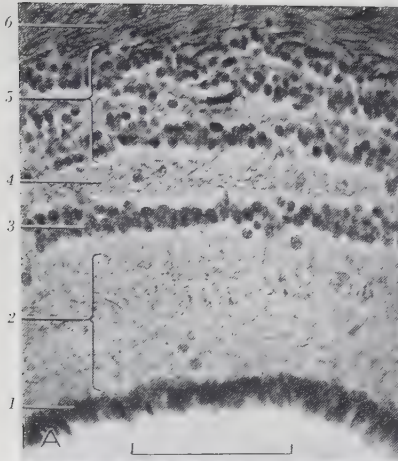


Abb. 17. Die Schichtgruppen im Tectum opticum bei Echten, Wühlschlangen und oberirdisch lebenden Schlangen an den Beispielen von *Lacerta*, *Varanus*, *Leptotyphlops*, *Typhlops*, *Teretrurus*, *Cylindrophis*, *Xenopeltis*, *Epicrates*, *Malpolon* und *Vipera*. Die periventriculären Schichten (einschließlich Ependym) sind in konstanter Größe dargestellt.

Bei *Lacerta* ist dieses Stratum gegen die innerste Zellreihe des Stratum griseum periventriculare scharf abzugrenzen (Abb. 18 A). Die molekulare Zone, die fast frei von Zellen ist, enthält in ihrer peripheren Hälfte viele Dendritenverästelungen (auch nach RAMON) und in ihrem Zentrum dichter, ventrikelwärts etwas lockerer, tangential Fasern. Rostral lassen sich solche Fasern in den medianen

Abb. 18. Ependym, Stratum album periventriculare und Stratum griseum periventriculare bei A = *Lacerta s.*, B = *Varanus i.*, C = *Typhlops v.*, D = *Leptotyphlops h.*, E = *Teretrurus rh.*, F = *Cylindrophis r.*, G = *Xenopeltis u.*, H = *Boa c.*, I = *Malpolon m.* und K = *Vipera a.* Mit den Zahlen sind die Schichten nach P. RAMON [1896] bezeichnet. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm. (Abb. 18 G K siehe p. 41.)



3 oder 5?

4?

Teil des Diencephalons verfolgen (vgl. HUBER und CROSBY [1933 a]). Kaudal stehen Fasern mit dem *Torus semicircularis* in Verbindung.

Bei *Varanus* konnte wegen der Schwierigkeit in der Homologisierung der Schichten im *Stratum griseum periventriculare* (siehe p. 42) die Ausdehnung der Zone 2 nicht ganz sicher bestimmt werden (Abb. 18 B). Als 2. Zone wird das schmale, wie bei *Lacerta* zellfreie, Band angesprochen, das aus dichten Dendritenverästelungen und Fasern besteht. Sie liegt zwischen dem Ependym und der nur streckenweise vorhandenen 3. Zone.

Im Gegensatz zu den Echsen haben die Schlangen Zellen im *Stratum album periventriculare*. Bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* sind wenige unregelmäßig gestreute Zellen in der 2. Zone; bei *Teretrurus* etwas mehr als bei den beiden ersteren Schlangen (Abb. 18 C, D, E). Die Streuung verdichtet sich in peripherer Richtung ein wenig. Deshalb ist die Abgrenzung gegen die 3. Zone nicht ganz so augenfällig wie bei Echsen. Die Fasern sind sehr dünn und diffus gelegen.

Auch in der 2. Zone von *Cylindrophis* und *Xenopeltis* treten Zellen auf. Die ziemlich gleichmäßige Streuung zeigt aber kaum eine Verdichtung in peripherer Richtung (Abb. 18 F, G). Zarte Fasern und Dendritenverästelungen sind in der ganzen Schicht vorhanden.

In einer Hinsicht gleicht die Differenzierung bei *Boa* derjenigen von *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*. Die Zellen, die allerdings in größerer Zahl auftreten, sind peripher auch dichter gestreut. Weil aber bei *Boa* die 3. Zone keine definierbare Reihe darstellt, entsteht der Eindruck eines fließenden Überganges zwischen *Stratum album* und *Stratum griseum periventriculare* (Abb. 18 H). Das Bild der allmählichen peripheren Verdichtung der Zellen ist auch bei *Malpolon* zu sehen; die Zone 2 wird nur durch tangentielle Fasern hervorgehoben (Abb. 18 I). Außerordentlich stark ist die Verschmelzung der weißen u. grauen periventrikulären Schicht bei *Vipera* (Abb. 18 K). Fasern und Dendritenverästelungen sind zwischen den Zellen überall zu erkennen.

Die Ergebnisse des Vergleichs des *Stratum album periventriculare* bei diesen Echsen, Wühlschlangen, Boiden und höheren Schlangen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Bei den untersuchten Echsen läßt sich das *Stratum album periventriculare* scharf abgrenzen. Es treten fast keine Zellen auf, und die Fasern und Dendritenverästelungen liegen mehr oder weniger kompakt. Im Gegensatz dazu wird bei höheren Schlangen durch das Auftreten von Zellen der Übergang zum *Stratum griseum periventriculare* fließend. Die Fasern und Dendritenverästelungen sind locker.

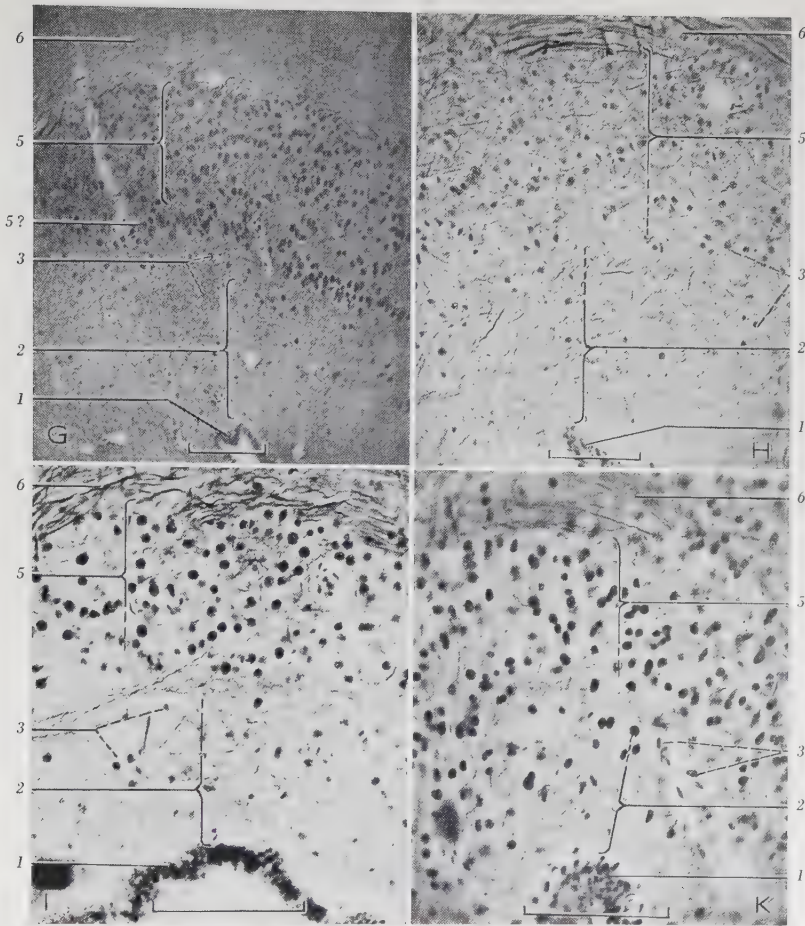


Abb. 18G–K. (Legende siehe p. 38.)

Die Anordnung bei den Wühlschlangen erscheint intermediär; zwischen den dünn gestreuten Zellen liegen locker die Faseranteile. Die periphere Grenze ist deutlich.

c) Das Stratum griseum periventriculare (Zonen 3, 4 und 5 nach RAMON)

Das histologische Bild dieser quantitativ konstanten grauen Schicht bietet sich bei den diskutierten Arten in verschiedenartigsten Differenzierungen dar.

Die Gliederung in die Zonen 3, 4 und 5 nach RAMON [1896] bei *Lacerta sicula* (Abb. 18 A) ist der Ausgangspunkt für die folgenden

Beschreibungen und Vergleiche. Die Zone 3 besteht aus einer zwei- bis dreischichtigen Reihe von Zellen. Der pyramidale oder piriforme Charakter dieser Zellen (RAMON) läßt sich an der Form der hellen Höfe, in denen die Zellkerne liegen, erkennen. Die Zone wird im kaudalen Teil des Tectum besonders kräftig. Über der 4. Zone, die, wie RAMON es beschreibt, Dendritenverästelungen und wenige myelinisierte Fasern enthält, liegt die zelluläre 5. Zone. Sie besteht meistens aus drei Lagen von Zellen, die durch dünne molekulare Streifen getrennt sind. Die Zellen gleichen jenen der 3. Zone. Die großen Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini, die ihre Axone ans Stratum album centrale abgeben, liegen ausschließlich in der Zone 5. Im kaudalen Teil liegen sie an der Mediane versammelt; weiter rostral treten sie auch mehr lateral auf.

Bei *Varanus* sind die Homologien etwas schwieriger festzustellen. Auffallend ist eine gut ausgebildete Reihe von Zellen (Abb. 18 B), die durch die ganze Schicht läuft. Peripher darüber sind über kurze Strecken vereinzelte Zellen anzutreffen; ventrikulwärts gibt es nur ganz wenige Stellen, wo kleine Stücke von Zellreihen auftreten. Die einheitliche Reihe und die vereinzelt peripher darüber liegenden Zellen dürfen wohl als Zone 5 angesprochen werden. In diesen beiden Lagen, so vor allem in der ersteren, finden sich die Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini, die nicht nur median, sondern vereinzelt auch bis weit nach dorsolateral gelegen sind. Ventrikulwärts liegt unter der Hauptzellreihe eine Schicht mit Fasern und Dendritenverästelungen, die Zone 4. Die kleinen Stücke von Zellreihen, die noch weiter ventrikulwärts auftreten, stellen die spärlich ausgebildete Zone 3 dar.

Da nun bei den Schlangen die Schichtung innerhalb des Stratum griseum periventriculare verwischer wird, können Homologisierungen nicht restlos durchgeführt werden. Bei *Typhlops* ist das Stratum griseum periventriculare, das aus zahlreichen gestreuten Zellen besteht, nur angedeutet gegliedert. Es besteht aus einer breiten peripheren und einer schmalen inneren, noch dichter mit Zellen besetzten Lage. Die erstere enthält in ihrer medianen Region die Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini und darf sicher als Zone 5 bezeichnet werden. Da die Zone 4 nicht nachweisbar ist, bleibt die Frage, ob die innere Zellage auch der Zone 5 oder andererseits der Zone 3 angehört, offen.

Die Zellen, die ins Stratum album periventriculare gestreut sind, sind der Zone 3 zuzuordnen. Mehrere dieser Zellkerne liegen in einem

hellen Hof, der auf piriformen oder pyramidalen Typus der Zellen hinweist. Es handelt sich um dieselben Zellen, wie sie schon bei *Lacerta* erwähnt wurden.

Bei *Leptotyphlops* erscheint das Stratum griseum periventriculare als dichte Zellmasse (Abb. 18 D). Der periphere Hauptanteil ist sehr einheitlich und verkörpert die Zone 5. Median sind dicht zusammengedrängt sehr wenige Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini. Ventrikelwärts hebt sich eine dünne Schicht (die Zone 3), von der einige Zellen im Stratum album periventriculare liegen, ein wenig ab.

Teretrurus (Abb. 18 E) liefert ein deutlicheres Bild, das demjenigen von *Typhlops* ähnlich sieht. Die breite Zellschicht ist erkennbar in zwei Lagen gegliedert. Median finden sich in beiden Lagen, von denen die äußere sicher und die innere mit großer Wahrscheinlichkeit zur Zone 5 gehören, die Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini. Die Zone 3 wird aus Zellen, die ins Stratum album periventriculare gestreut sind, gebildet. Die periphersten dieser Zellen bilden eine sehr lockere Schicht. Eine zellenlose schmale Schneise, die zwischen den Zonen 3 und 5 liegt, wird als Zone 4 bezeichnet.

Bei *Cylindrophis* und *Xenopeltis* ist ebenfalls eine schwache Gliederung dieser grauen Substanz zu beobachten; insbesondere hebt sich eine ventrikelnächste Schicht von den periphereren Zellen ab (Abb. 18 F, G). Sie enthält wie auch die äußere Lage median und etwas lateral die Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini. Dieser ganze Bereich bildet sehr wahrscheinlich die Zone 5. Die Zellen im Stratum album periventriculare bewirken kaum mehr eine Formation im Sinne einer Schichtung; sie liegen gestreut. Sie scheinen aber nach den vorangegangenen Feststellungen und Vermutungen Abkömmlinge der Zone 3 zu sein.

Im Falle von *Boa* ist die Homologisierung kaum möglich. Nur die peripheren Zellen können sicher als Zone 5 bezeichnet werden. Nach innen nimmt die Dichte der Zellstreuung ab. Das ganze periventriculäre Areal ist von lockeren Fasern und Dendritenverästelungen durchsetzt (Abb. 18 H).

Bei *Malpolon* (Abb. 18 I) sind die Zellen der Zone 5 regellos gestreut. Das Faserband, das innen dieser «Schicht» entlang läuft, dürfte der Zone 4 entsprechen. Die Zellen der Zone 3 verteilen sich bis weit ins Stratum album periventriculare. Diese Zellen liegen bei *Vipera* (Abb. 18 K), wo die Situation gleich ist, etwas dichter. Bei diesen beiden Schlangen finden sich Zellen des Nucleus mesencephalicus trigemini im dorsolateralen Teil der Zone 5.

Vergleichend betrachtet kann festgestellt werden, daß das Stratum griseum periventriculare bei Echten einerseits in zelluläre und andererseits in faser- und dendritenhaltige Schichten gegliedert ist. Bei Boiden und höheren Schlangen ist das Stratum ungegliedert; Zell- und Faseranteile durchdringen einander. Bei Echten ist die Abgrenzung gegen das Stratum album periventriculare evident, während im Falle der eben erwähnten Schlangen Zellen in der weißen Schicht liegen. Intermediär ist die Differenzierung bei den Wühlschlangen. Durchwegs ist eine schwache Schichtgliederung der grauen Substanz erkennbar. Die Zellen, die ins Stratum album periventriculare gestreut sind, liegen eher in der Nähe der grauen Schichtmasse (Ausnahme: *Cylindrophis*, *Xenopeltis*). Bei *Teretrurus* bilden sie eine sehr lockere Schicht; diese intermediäre Situation bei *Teretrurus* stützt die Vermutung, daß die Zellen im Stratum album periventriculare die Zone 3 ausmachen.

Die teilweise Auflösung der Schichtung im Stratum griseum periventriculare und das Einwandern von Zellen in die ventrikelnähe weiße Substanz (= Zone 2) bei Schlangen ist ein Phänomen, das mit den hier verwendeten Methoden festgestellt werden kann. Über dessen Ursache und funktionale Bedeutung können aber keine Aussagen gemacht werden. Ferner muß die Frage, welche der beiden faserführenden Zonen (2 oder 4), die sich durch die Auflösung der Reihenstruktur der Zone 3 unter sich durchdringen können, bei Schlangen umfangreicher ist, offen gelassen werden.

d) Stratum album centrale und Stratum griseum centrale (Zonen 6 und 7 nach RAMON)

Das Stratum album centrale und das Stratum griseum centrale werden gemeinsam untersucht, da sie als ganze zentrale Schichtgruppe den efferenten Anteil des Tectum opticum ausmachen. Die zentralen Schichten sind scharf gegen die Zone 5 und in den meisten Fällen erkenntlich gegen die Zone 8 abgegrenzt.

Wie HUBER und CROSBY [1933 b] erwähnen, ist die Zone 6 bei Echten nach außen relativ klar, dagegen bei Schlangen (höheren Schlangen) sehr undeutlich gegen das Stratum griseum centrale (= Zone 7) abgehoben. Die unklare Sonderung der beiden Zonen bei höheren Schlangen beruht auf dem Umstand, daß beide Zonen einander durchdringen. Die Zone 6 hat sich im Gegensatz zur Anordnung bei Echten aufgelockert und weiter nach peripher ausgebreitet. Andererseits streuen sich Zellen der 7. Zone etwas nach innen. Die Durch-

mischung von weißer und grauer Substanz, wie sie bei Schlangen auftritt, ist ebenfalls bei *Varanus*, einem Sonderfall unter den Echsen zu beobachten.

Die Zone 6 erscheint bei *Lacerta* (Abb. 19 A), wie es auch RAMON [1896] für das Chamäleon und HUBER und CROSBY [1933b] für *Anolis* beschrieben haben, als Schicht mit dicht tangential laufenden myelinisierten Fasern. Sie enthält sehr wenige Neurone. Über diese Schicht hinaus laufen auch einige lockere Fasern durch das Stratum griseum centrale.

Das innere Faserband (Zone 6), allerdings in seinem Ausmaß stark reduziert, ist auch bei *Typhlops* ausgeprägt (Abb. 19 C). Wenige Fasern ziehen auch durch die Zone 7. Dem Bild der höheren Schlangen ähnlicher laufen die Fasern bei *Teretrurus* (Abb. 19 E). Eine große Anzahl läuft locker durch das Stratum griseum centrale; nur wenig dichter sind sie in der fast zellfreien Zone 6.

Die «schlangentypische» Anordnung ist schon, wenn auch quantitativ geringer, bei den beiden Wühlformen *Cylindrophis* und *Xenopeltis* verwirklicht. Hier ist der Bereich, in dem Fasern laufen, breit. Deren Dichte nimmt von der inneren Grenze nach peripher kontinuierlich ab (Abb. 19 F, G). Die Fasermasse teilt sich in Faserbänder auf, welche die Neurone und die radial laufenden Dendriten und Neuriten umflechten. Deshalb gliedert sich auf den Schnittbildern das Fasermaterial in «Fasersäulen». Mit der Erhöhung der Zahl der Fasern in der grauen Substanz bei höheren Schlangen werden auch diese Fasersäulen zahlreicher. Bei *Lacerta*, *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*, wo Fasern insbesondere in neuronarmem Gebiet sind, sind Fasersäulen nicht oder kaum zu bemerken. Extrem ist das Durchflechtungsmuster bei *Varanus*.

Die Commissura colliculi superioris, die im Tectum opticum von rostral bis kaudal die Zonen 6 der beiden Seiten miteinander verbindet, ist durchwegs deutlich (Abb. 14). Bei den Echsen *Varanus* und *Lacerta* einerseits und bei den Schlangen *Vipera* und *Malpolon* andererseits zeigt sich diese Commissur als schmales Band mit dicht liegenden Fasern, das sich im rostralen Teil des Tectum verbreitert. Im Gegensatz dazu haben die Wühschlangen und Boiden eine dorsoventral verbreiterte Commissur mit lockeren Fasern.

Im Falle von *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* allerdings ist das lockere Faserband in seiner Breite reduziert. Dies hängt mit einer allgemeinen Rückbildung der 6. Zone und auch der peripheren Schichten des Tectum zusammen.

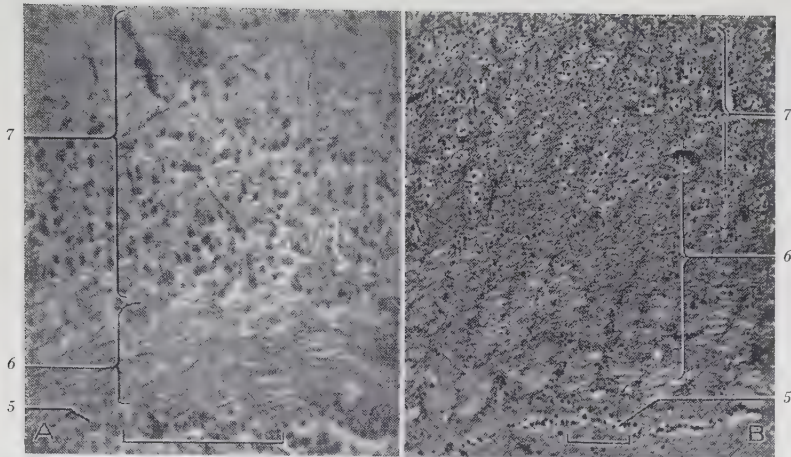
Die Arten, bei denen die Commissur schmal und dichtfaserig ist, haben eine tiefe mediane Spalte, welche zwischen den beiden optischen Hügeln liegt. Nur rostral, wo diese Trennung nicht so tief ist, das heißt die beiden Hälften des Mittelhirndaches eine kompakte mediane Berührung zeigen, verbreitert und lockert sich die Commissur. Bei Boiden und Wühlschlangen, wo auf der ganzen Länge des Tectum die mediane Verbindung der beiden vorderen Hügel dorsoventral ausgedehnt ist, verteilen sich die Fasern der Commissura colliculi superioris entsprechend auf die zur Verfügung stehende Fläche (Abb. 14).

Der Tractus tectobulbaris, der die efferenten Faserzüge der Zone 6 enthält, zieht vom Tectum nach kaudoventral weg. ARIËNS KAPPEERS, HUBER und CROSBY [1960] haben den Tractus in die Teile dorsalis, intermedius und ventralis gegliedert. Diese Unterteilung ist nicht bei allen untersuchten Squamaten augenfällig. Durchwegs hebt sich der Tractus tectobulbaris dorsalis ab, der median ventrikulwärts und dann in die Richtung des Fasciculus longitudinalis medialis zieht. Die Teile intermedius und ventralis sind bei den Wühlschlangen und Boiden durch gestreute ventral- und lateralwärts ziehende Fasern verkörpert.

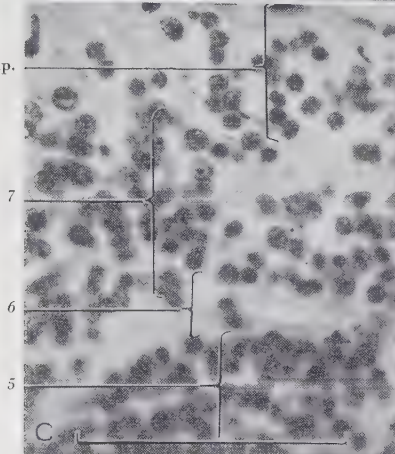
Im Stratum griseum centrale haben HUBER und CROSBY [1933b] bei *Anolis* eine Gliederung in eine äußere und eine innere Schicht festgestellt. In der äußeren Schicht sind die Zellen in zwei mehr oder weniger deutlichen Bändern angeordnet; peripher liegen an der Grenze gestreute Zellen und Faserbündel. In der inneren Schicht sind kleine gestreute Zellen, deren Fasern ins Stratum album centrale ziehen. Zwischen den kleinen Zellen sind wenige größere gestreut. Bei anderen Echsen, so bei *Holbrookia* und *Phrynosoma* ist die Gliederung in eine innere und eine äußere Schicht nicht so offensichtlich. Für *Varanus* und die Schlangen (*Thamnophis*, *Natrix*) wird das Stratum griseum centrale als kaum zu gliederndes Band beschrieben.

Unter den hier untersuchten Arten läßt sich diese Gliederung am deutlichsten bei *Lacerta* (Abb. 19A) feststellen. In der inneren Schicht, die den Hauptanteil des Stratum ausmacht, befinden sich wenige große Zellen. In der äußeren Schicht sind die Zellen locker,

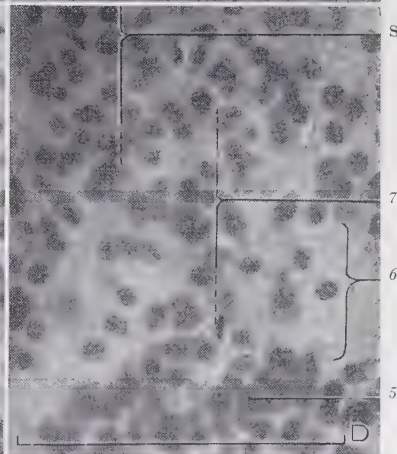
Abb. 19. Stratum album centrale und Stratum griseum centrale bei A = *Lacerta s.*, B = *Varanus i.*, C = *Typhlops v.*, D = *Leptotyphlops h.*, E = *Teretrurus rh.*, F = *Cylindrophis r.*, G = *Xenopeltis u.*, H = *Boa c.*, I = *Malpolon m.* und K = *Vipera a.* Mit den Zahlen sind die Schichten nach P. RAMON [1896] bezeichnet. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm. (Abb. 19G–K siehe p. 49.)



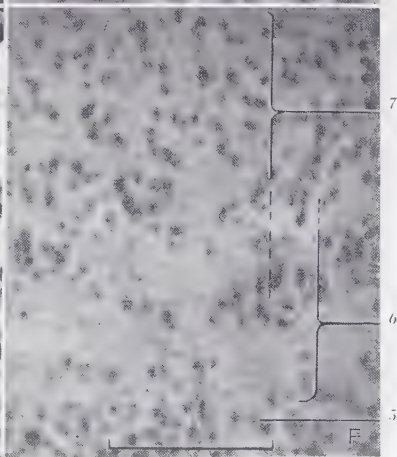
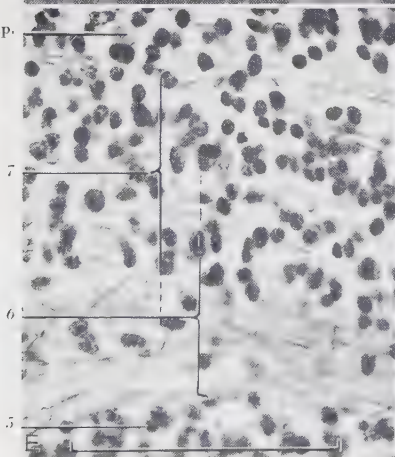
St. fib. et gr. sup.



St. fib. et gr. sup.



St. fib. et gr. sup.



streckenweise in zwei bis drei einschichtigen Lagen angeordnet. Auch hier sind efferente Faserbündel vorhanden. Der Übergang von der 6. zur 7. Zone ist durch eine abrupte, starke Verdichtung der Zellenstreuung markiert. Diese Feststellung ist nachher für den Vergleich mit der Situation bei den Schlangen wesentlich.

Bei *Malpolon* und *Vipera* (Abb. 19 I, K) und bei *Cylindrophis*, *Xenopeltis* und *Boa* in etwas geringerem Gesamtausmaß (Abb. 19 F, G, H) ist das Stratum griseum centrale eine ziemlich gleichmäßige Schicht, bestehend aus kleinen unregelmäßigen Gruppen von Neuronen. Wenige Ganglienzellen liegen vereinzelt im Stratum. Die Streuungsdichte der Neurone ist relativ konstant; peripher ist sie sehr wenig größer als innen.

Bei den drei kleinen Wülschlangen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* ist die Zone 7 stark reduziert. Sie bildet eine schmale Lage von gleichmäßig gestreuten Zellen (Abb. 19 C, D, E).

Die Differenzierung bei *Varanus* (Abb. 19 B) gleicht eher derjenigen der höheren Schlangen als der Echsen. Die Hauptmasse der Zellen liegt nicht in der Nähe der Grenze zur Zone 6, sondern in periphere Richtung verlagert; dies noch extremer als bei den meisten Schlangen, nämlich vor allem in die äußere Hälfte des Stratum griseum centrale. Die Abgrenzung gegen die Zone 6 ist unscharf. Eine Gruppierung der Zellen ist nur insofern festzustellen, als daß sie, wie es HUBER und CROSBY [1933b] auch für *Varanus griseus* schildern, in kleinen unregelmäßigen Gruppen, zwischen welchen Faserbündel laufen, auftreten.

Im Überblick betrachtet, sind die beiden zentralen Schichten, also die Zone 6 und 7 bei den Echsen eher voneinander abgehoben, während sie sich bei den Schlangen morphologisch durchdringen. Das Bild von *Varanus* gleicht in dieser Beziehung demjenigen der Schlangen.

Abgesehen von einer teilweisen Reduktion des Zell- und Fasermaterials nehmen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* eine intermediäre Stellung zwischen Echsen und höheren Schlangen ein. Die Fasern der Zone 6 breiten sich nicht stark in die Zone 7 aus; die Zellen der letzteren Zone konzentrieren sich nicht wie bei *Lacerta* an den inneren Rand, sondern verteilen sich ähnlich den Verhältnissen bei den höheren Schlangen auf das ganze Stratum griseum centrale. Ihre Einwanderung ins Stratum album centrale ist aber beschränkt; auf dem Querschnittsbild äußert sich dies in einer zellarmen Schneise zwischen den Zonen 5 und 7.

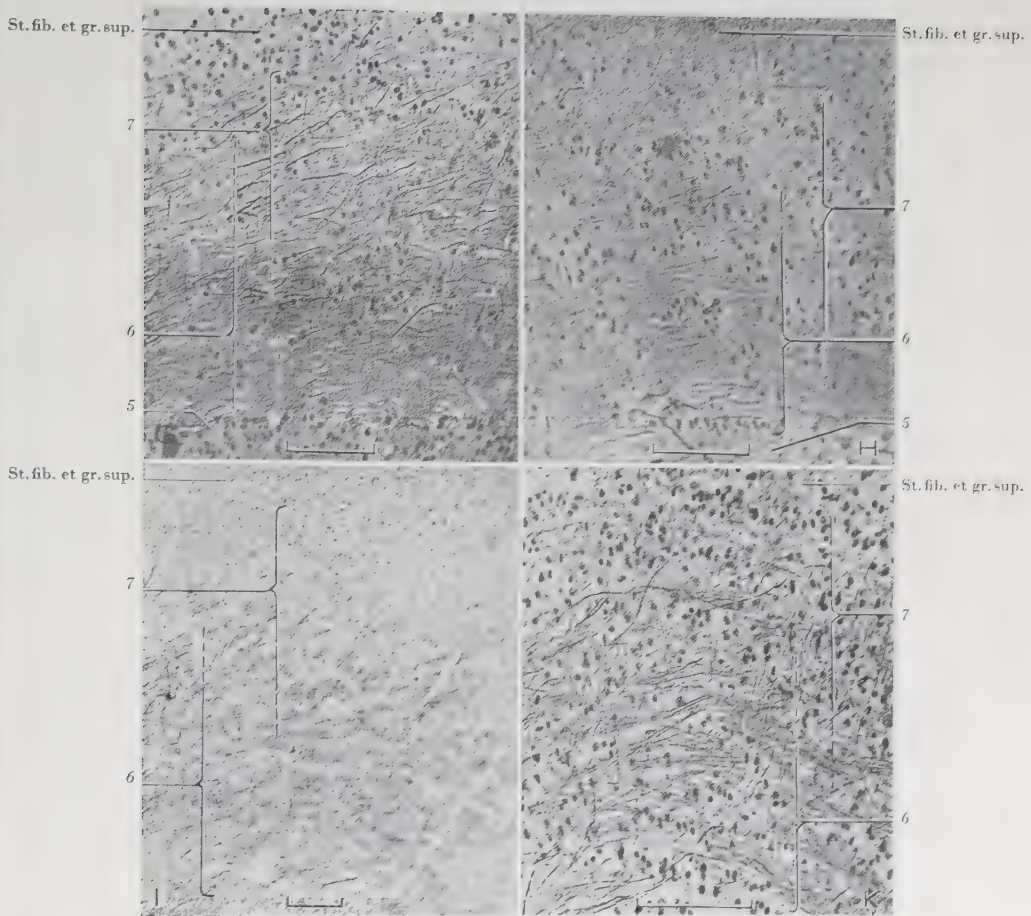


Abb. 19G–K. (Legende siehe p. 46.)

e) *Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum opticum*
(Zonen 8–14 nach RAMON)

Das Stratum fibrosum et griseum superficiale (Zonen 8–13) und das Stratum opticum (Zone 14) stehen in enger Beziehung zueinander, indem in beide Schichten Fasern aus dem Tractus opticus einziehen. Nicht nur deshalb werden die beiden Strata im selben Kapitel behandelt, sondern auch weil sich nur unter gleichzeitiger Betrachtung die Möglichkeit ergibt, Homologiefragen, die sich beim Vergleich von Echsen und Schlangen ergeben, zu erörtern.

Das Stratum fibrosum et griseum superficiale zeigt unter allen Strata den kompliziertesten Aufbau. Unter diesen Namen haben

HUBER und CROSBY [1933 b] sechs Zonen (RAMON [1896]), nämlich 8–13, zusammengefaßt (siehe p. 32). Eine Gliederung in sechs Zonen, wie RAMON sie für das Chamäleon beschrieben hat, ist allerdings nicht für alle Wirbeltiergruppen nachzuweisen.

HUBER und CROSBY [1934] erwähnen, daß das Stratum fibrosum et griseum superficiale unter den Anamniern in einfacherer Differenzierung bei Teleostiern und in geringen Ansätzen bei höheren Amphibien (Anuren) vorkommt. Bei den Amnioten ist das Stratum vor allem bei Reptilien und Vögeln wesentlich, wobei es bei den letzteren besonders stark differenziert ist. Die Ausprägung dieser Schichten scheint mit einer vermehrten Differenzierung des dorsalen Thalamus und mit dem Auftreten von thalamo-tectalen Verbindungen parallel zu gehen.

Das Stratum fibrosum et griseum superficiale ist das rezeptorische Hauptgebiet des Tectum opticum (HUBER und CROSBY [1933 a]). In diese Schichten gelangen nicht nur optische, sondern durch spino-tectale und trigemino-tectale Bahnen auch Tast-, Schmerz- und Temperaturimpulse und auditive Impulse von den Cochleariszentren via den Nucleus isthmi.

Wie die bisherige Untersuchung an den zentralen und periventrikulären Schichten gezeigt hat, ist bei Schlangen die Gliederung der Strata des Tectum opticum weniger ausgeprägt als bei Echsen. Vor allem hat eine morphologische Durchdringung von zellulären und faserigen Zonen diese Erscheinung bewirkt. In noch stärkerem Maße als bei den zentralen und periventrikulären Lagen treten die Unterschiede zwischen Echsen und Schlangen in den superfiziellen Schichten hervor. Bei den Schlangen ist das Stratum fibrosum et griseum superficiale weniger differenziert als bei Echsen; ferner ist es bei manchen Formen quantitativ reduziert. Diese Rückbildung ist besonders bei den extremen Formen unter den Wülschlangen (*Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*) so stark, daß sich die Annahme aufdrängt, daß auch die nichtoptischen Funktionen dieses Stratum reduziert sind.

Wie für die Untersuchung an den periventrikulären und zentralen Strata soll, um die Schichtverhältnisse möglichst eingehend zu erfassen, auch hier versucht werden, das Stratum fibrosum et griseum superficiale und das Stratum opticum in die Zonen nach RAMON zu gliedern.

Die Zyto- und Faserarchitektonik des Stratum fibrosum et griseum superficiale und des Stratum opticum, wie sie durch RAMON

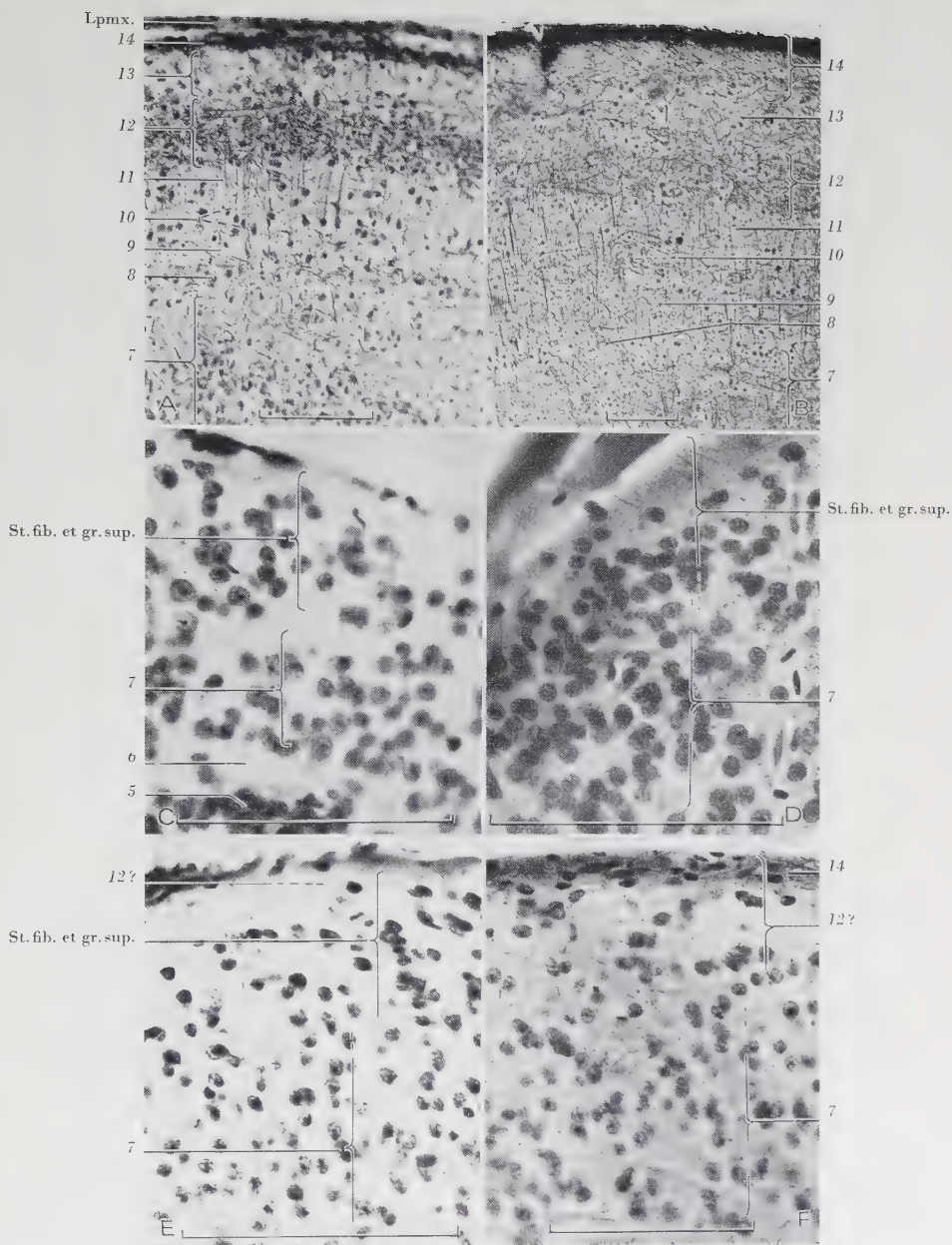


Abb. 20. Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum opticum bei A = *Lacerta s.*, B = *Varanus i.*, C = *Typhlops v.*, D = *Leptotyphlops h.*, E = *Terrapene m.*, F = *Cylindrophis r.*, G = *Xenopeltis u.*, H = *Boa c.*, I = *Malpolon m.* und K = *Vipera a.* Mit den Zahlen sind die Schichten nach P. RAMON [1896] bezeichnet. Bei H *Boa c.* ist der Abschnitt rechts mit Luxol/Kresylviolett gefärbt. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm. (Abb. 20G–K siehe p. 53.)

[1896] für das Chamäleon und durch BECCARI [1943] für *Lacerta muralis* beschrieben wurde, ist auch bei *Lacerta sicula* (Abb. 20 A) zu finden. Die RAMONschen Zonen sind alle gut erkennbar. Die Zone 8, lateral besser von der Zone 7 abgegrenzt als medial, besteht aus einem sehr schmalen Band von etwas gestreuten Zellen. Diese liegen dicht am Rande der Zone 7, welche in ihrem periphersten Teil lockere radial, schräg und tangential gerichtete Fasern und vereinzelte Zellen enthält. Unmittelbar peripher an die Zone 8, zum Teil mit ihr morphologisch durchdrungen, schließt die 9. Zone an. Sie enthält viele Dendritenverästelungen. Ferner laufen in dieser Zone tangential wenig Opticusfasern, welche sich im rostralen Tectum vom Tractus opticus abgesondert haben (p. 60, Abb. 22).

Die meist sehr dicht gelagerten Zellen der Zone 10 bilden eine schmale Schicht, die unmittelbar an die Zone 9 anschließt. Sie besteht aus länglichen Zellen, deren Achsen tangential oder radial liegen.

Die Zone 11 zeigt sich als molekulare Schicht, die sehr wenige Zellen enthält. Durch sie hindurch laufen geradlinige, radial gerichtete Fasern.

Die Zone 12, die besonders zur Diskussion stehen wird (p. 56), enthält gestreute Zellen. Diese liegen zwischen zahlreichen optischen Fasern, welche die ganze Zone *parallel* zur Oberfläche des Tectum durchlaufen.

Der Verlauf der Fasern aus dem Tractus opticus in die superfiziellen Schichten des Tectum ist für das Verständnis der folgenden Ausführungen besonders wichtig. Im kranialen Pol des Tectum läßt sich beobachten, wie sich der Tractus opticus (bei *Lacerta*) in drei übereinanderliegende Teile (Lagen) aufteilt (Abb. 22). Wenige Fasern ziehen in die 9. Zone, der Hauptanteil in die Zone 12 und eine kleinere Portion ins eigentliche Stratum opticum (= Zone 14).

In der molekularen Zone 13 sind Endigungen von optischen Fasern aus dem Stratum opticum vorhanden. Dazwischen sind sehr wenige Zellen gestreut. Das Stratum opticum ist dünn und enthält die äußersten optischen Fasern. Von dieser Schicht biegen Fasern einzeln nach weiter innen gelegenen Zonen ab.

Dieses für *Lacerta* beschriebene Schichtbild scheint allgemein echsentypisch zu sein. Diese Aussage stützt sich einerseits auf die Abbildungen oben zitierter Untersuchungen, andererseits liefern die eigenen Beobachtungen, auch an *Tarentola* und *Chalcides*, eine Bestätigung.

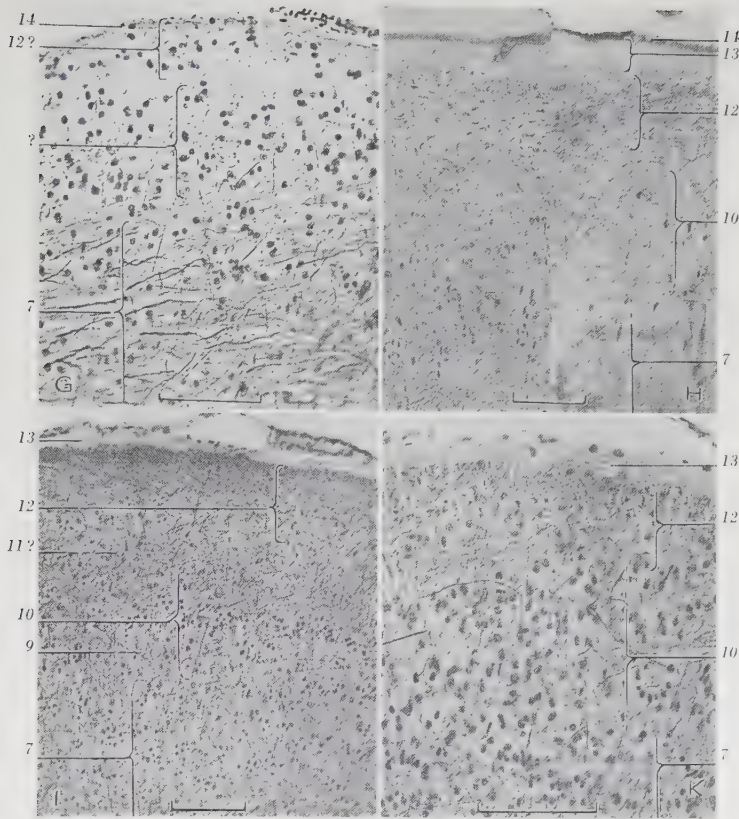


Abb. 20 G-K. (Legende siehe p. 51.)

Bei *Varanus* (Abb. 20 B) ist der Aufbau der superfiziellen Schichten prinzipiell gleich wie bei den übrigen Echsen, hingegen weichen die Proportionen der einzelnen Zonen von den eben beschriebenen merklich ab. Die 12. Zone enthält nur ganz spärlich optische Fasern. Die Fasern des Tractus opticus ziehen fast ausschließlich ins auffällig mächtige und kräftig ausgebildete Stratum opticum. Von dieser Schicht laufen Fasern schräg durch die relativ breite Zone 13 nach innen. Zwischen den hier lockeren Fasern liegen Zellen gestreut (Zone 12). Die Zonen 8–11 sind verhältnismäßig schmäler und auch nicht ganz so klar voneinander zu trennen wie bei anderen Echsen.

Varanus nimmt durch seine besondere Ausprägung der Zonen 13 und 14 unter allen untersuchten Echsen eine Sonderstellung ein. Vergleiche mit den Schlangen sind von *Varanus* aus schwierig (p. 64,

Abb. 20 und 23). Andere Echsen sind besser mit Schlangen in Beziehung zu bringen.

Bei Wühlschlangen ist das Stratum fibrosum et griseum superficiale in seinem Ausmaß und in seiner Differenzierung reduziert. Besonders stark trifft dies für *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* zu (Abb. 20 C, D, E). Dieses Stratum, das in sich kaum einen Schichtenaufbau aufweist, läßt sich sogar vom Stratum griseum centrale nur undeutlich abgrenzen. Es scheint diesem wie eine kleine «Kappe» aufzusitzen.

Eine Gliederung in die Zonen 8–13 ist bei Wühlschlangen kaum möglich. Das Stratum besteht aus regellos gestreuten Zellen, zwischen denen wenige zarte Fasern durchlaufen. Die meisten dieser Fasern sind, mit Ausnahme einiger optischer Fasern, in ihrer Richtung und Zuordnung schwer zu deuten. Ein Sagittalschnitt des rostralen Tectum von *Typhlops* (Abb. 22 C) zeigt, daß optische Fasern gleichmäßig in die ganze Dicke des Stratum einlaufen. Dann spalten sich die Fasern in zwei Schichten auf. Da die in die Tiefe dringenden Opticusfasern sich vor allem in die Zone 12 verfolgen lassen, ist die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß ein großer Teil des Stratum fibrosum et griseum superficiale der Zone 12 entspricht. Außerdem zeigt die Abbildung 22 C, daß sich bei *Typhlops* einige optische Fasern nach dem Eintritt ins Tectum dorsal abspalten und einen Rest eines Stratum opticum, das aber schon im rostralen Tectum ausläuft, bilden. Gerade der Umstand, daß ein Stratum opticum, obschon nur gering ausgebildet, nachgewiesen werden kann, ist ein Hinweis, daß die übrigen Fasern der 12. Zone zuzuordnen sind.

Bei *Teretrurus* (Abb. 20 E) ist die Anordnung sehr ähnlich wie bei *Typhlops*. Das Stratum ist in seinem Umfange etwas größer und enthält dichter gestreute Zellen. Von den weiter peripher gelegenen Fasern kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, ob sie der Zone 12 oder 14 angehören. Da sie nicht scharf an die Peripherie gedrängt sind, dürften sie eher zur Zone 12 gehören.

Cylindrophis (Abb. 20 F) weist in den zentralen und superfiziellen Schichten eine derart gleichförmige Streuung der Zellen auf, daß die Abgrenzungen nicht möglich sind. Da nahe der Oberfläche optische Fasern angetroffen werden, darf diese periphere Region als Stratum fibrosum et griseum superficiale und als schwach ausgebildetes Stratum opticum angesehen werden. Das letztere besteht aus dicht liegenden Fasern, die unmittelbar der Oberfläche entlang laufen. Darunter liegen zusätzliche optische Fasern, die locker parallel zur

Zone 14 laufen. Diese Fasern und die dazwischen gelegenen Zellen gehören zum Stratum fibrosum et griseum superficiale und machen wahrscheinlich zu einem großen Teil die Zone 12 aus.

Eine nur wenig deutlichere Differenzierung zeigt *Xenopeltis* (Abb. 20 G). Die gestreuten Zellen des Stratum fibrosum et griseum superficiale gliedern sich in eine dünnere äußere und eine breitere innere Lage. Die äußere Lage enthält tangential laufende optische Fasern. Sie darf wohl als Zone 12 angesprochen werden. Ein ebenso großer Anteil an optischen Fasern bildet ein, insbesondere median ausgeprägtes, darüber liegendes Stratum opticum. Welche der Zonen 8–11 am Aufbau der inneren Lage beteiligt sind, ist unklar.

Die superfiziellen Schichten der Wühlschlangen sind in bezug auf Ausmaß und Differenzierung gering ausgeprägt. Dennoch heben sie sich meist gegen das innen benachbarte Stratum griseum centrale und das bei gewissen Formen aufliegende Stratum opticum ab.

Eine Zone 13, welche bei Echsen als molekulare Schicht die Zonen 12 und 14 voneinander trennt, konnte nicht nachgewiesen werden (Ausnahme: im rostralen Tectum von *Typhlops*). Weil oft die Zonen 12 und 14 schlecht voneinander abgrenzbar sind, können optische Fasern weder der ersteren noch der letzteren Zone eindeutig zugeordnet werden. Gerade die Zone 13 ist es aber, die für Homologieschlüsse zwischen Echsen einerseits und Boiden und höheren Schlangen andererseits von außerordentlicher Bedeutung ist. In dieser Beziehung versagen uns leider die Wühlschlangen weitere Information.

Aus der Familie der *Boidae* wurden die beiden Arten *Boa constrictor* (Abb. 20 H) und *Epicrates cenchris* untersucht. Beide zeigen denselben Aufbau der superfiziellen Schichten. Es treten Schichtgruppierungen auf, die peripher auffallen und sich nach innen verwischen. Die Zone 10, die weder peripher noch innen scharf begrenzt ist, besteht aus einer Lage von zahlreichen Zellen. Einige dieser Zellen haben die schon bei *Lacerta* gefundene pyramidale Form und sind radial gerichtet. Eine Zone 8 ist nicht nachzuweisen. Die Zonen 9 und 11 sind ungewiß. Auffallend gut ausgebildet, wie übrigens dann auch bei den höheren Schlangen, ist die 12. Zone. Sie enthält nebst wenigen Zellen den Hauptanteil der optischen Fasern. Die Grenze zur Zone 13 ist scharf, während die Fasern gegen innen in abnehmender Dichte (aber immer tangential) laufen. Die Zone 13 ist relativ breit. Sie enthält spärlich vereinzelte Zellen. In der Schicht laufen sehr wenige schräg und tangential gerichtete Fasern, die aus der Zone 14 einbiegen.

Das Stratum opticum (= Zone 14) ist nachweisbar; es enthält sehr wenige optische Fasern. Dieses Stratum ist allerdings nur hauchdünn.

Es gilt nun, da in dieser Arbeit über die opticusführende Lage bei höheren Schlangen eine neue Auffassung vertreten wird, die Charakteristika des Stratum opticum (= Zone 14) und der Zone 12 hervorzuheben.

Die Zone 12 ist sowohl eine zelluläre, als auch eine faserhaltige Schicht. Dagegen besteht das Stratum opticum fast ausschließlich aus Fasern.

Daraus ergibt sich im Schnitt durch das Tectum ein unterschiedliches Bild der optischen Fasern (Abb. 21). Im Stratum opticum liegen die Fasern durchwegs in gleichmäßiger Dichte aneinander, während sie sich in der Zone 12 als sogenannte «Fasersäulen» darbieten. Diese Fasersäulen (nur im Schnittbild) kommen dadurch zustande, daß der Faseranteil Zellen und radial orientierte Fasern umflechtet. Dieselbe Erscheinung wurde schon im Stratum album centrale (p. 45) festgestellt.

Ein dritter Unterschied betrifft die gesamte Form der Zonen. Das Stratum opticum macht, da es unmittelbar an der Oberfläche des Tectum liegt, die Wölbung derselben genau mit. Die Zone 12 dagegen verhält sich an der medianen und oft auch an der lateralen Kante anders (an Querschnitten sichtbar). Die Schicht macht, bevor sie in der Kante aufhört, eine der Wölbung des Tectum entgegengesetzte Biegung. In der Abbildung 21 ist ein Fall (Beispiel *Lacerta*), wo beide opticusführenden Zonen 12 und 14 auftreten, dargestellt.

Diese drei Unterscheidungsmerkmale der Zonen 12 und 14 helfen nun bei der Beurteilung der superfiziellen Schichten höherer Schlangen.

Bei *Malpolon* (Abb. 20I), einer Schlange mit verhältnismäßig gut entwickeltem Gesichtssinn, ziehen viele optische Fasern durch die superfizielle Region des Tectum. Diese Fasern verleihen der Zone 12 auf Grund charakteristischer Anordnung (Fasersäulen) ausgeprägte Gestalt. Die darüberliegende Zone 13 ist schmal und enthält sehr wenig Fasermaterial. Ein Stratum opticum ist an den meisten Stellen der Oberfläche des Tectum nicht mehr vorhanden; verschwindend dünn ist eine äußerste faserige Schicht in der ganz mediorostralen Region des Tectum.

Die meisten Zellen des Stratum fibrosum et griseum superficiale gehören der 10. Zone an. Sie sind in unregelmäßigen kleinen Gruppen

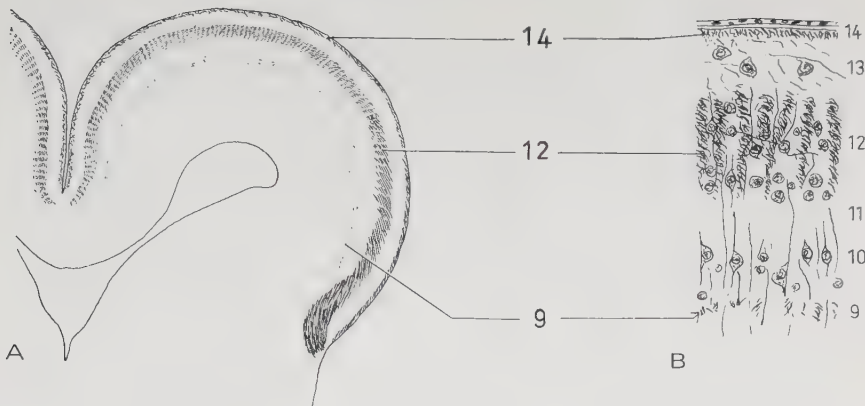


Abb. 21. Die opticusführenden Zonen am Beispiel von *Lacerta*. Halbschematisierte Querschnitte durch das Tectum opticum, A = in Übersicht, B = die Peripherie. (Albumosesilber/Kresylviolet.)

angeordnet. Die Zellen breiten sich nach außen und nach innen aus, so daß der Nachweis einer 11. Zone unsicher und die 9. Zone von diesen Zellen durchdrungen ist. Eine Zone 8 ist nicht festzustellen.

Der Aufbau der superfiziellen Schichten von *Vipera* (Abb. 20 K) ist derselbe wie bei *Malpolon*, nur sind die Zellen der 10. Zone noch breiter gestreut, so daß der Übergang zur Zone 7 etwas unscharf wird. Geringer ist die 12. Zone ausgebildet, da die Zahl der optischen Fasern kleiner ist als bei *Malpolon*. Die peripherste Schicht ist die deutliche Zone 13. Reste eines Stratum opticum sind nicht nachgewiesen.

Eine überblickende Betrachtung über das Stratum fibrosum et griseum superficiale und das Stratum opticum der beschriebenen Squamatenformen zeigt, daß Unterschiede sowohl in der quantitativen Ausbildung der Zonen als auch in deren Differenzierungsschärfe bestehen. Die zum Teil feststellbare morphologische Durchdringung von Zonen bei den Schlangen, welche die Trennung der Schichten erschweren kann, läßt hie und da eine absolut gesicherte Homologisierung nicht zu. Dies trifft besonders für die kleinen Wühlschlangen (*Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus*) zu, wo das Stratum fibrosum et griseum superficiale weitgehend nur als Ganzes erkannt werden kann, obwohl es sich vermutlich aus Elementen verschiedener Zonen zusammensetzt. Das Stratum ist aber auch quantitativ stark reduziert.

Bei den größeren Wühlschlangen (*Cylindrophis*, *Xenopeltis*), wo das Stratum etwas mächtiger ist, treten geringe Differenzierungen auf, die allenfalls Ansätze zu einer Gliederung in Zonen zulassen. Die

höheren Schlangen, mit einem an Mächtigkeit dem der Echsen ebenbürtigen Stratum fibrosum et griseum superficiale, zeigen eine teilweise Gliederung in Zonen.

Das Stratum fibrosum et griseum superficiale der kleinen Wühlschlangen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* erweckt den Eindruck, daß die geringe Zellenzahl die Differenzierung in Zonen begrenzt. Der gegenüber Echsen eher einfache Bau bei Boiden und höheren Schlangen läßt vermuten, daß sich die quantitative Vermehrung der Zellen und Fasern ohne zusätzliche Differenzierung vollzogen hat (p. 73).

Inwiefern sich die Zone 8 als zelluläre Schicht bei den Schlangen erhalten hat, kann bei keiner Art nachgewiesen werden. Ist sie noch vorhanden, dann kann sie sich nur mit den periphersten Zellen der Zone 7 vermischt vorgestellt werden. Die Zone 9 ist nicht wie bei den Echsen ein gut begrenzbarer Bereich; sie ist bei höheren Schlangen nicht gesondert vorhanden, denn sie enthält Zellen, die der ausgedehnten Zone 10 angehören. Die letztere Zone, die bei den höheren Schlangen gut entwickelt ist, kann bei *Typhlops*, *Leptotyphlops*, *Teretrurus* und *Cylindrophis* nicht erkannt werden. Ihr Vorhandensein darf aber grundsätzlich nicht bestritten werden, denn wie im Fall der Zone 8 könnte sie durch eine Verwischung im Sinne einer morphologischen Durchdringung untergetaucht sein. Die Zone 11 verliert durch die Vermischung mit den Zonen 10 und 12 an Deutlichkeit. Bei den Wühlschlangen kann die 11. Zone überhaupt nicht nachgewiesen werden.

Besondere Aufmerksamkeit muß den drei äußersten Zonen 12, 13 und 14 gelten. Im vorangehenden ist festgestellt worden, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen den Echsen und höheren Schlangen darin besteht, daß bei den ersteren die optischen Fasern in den Zonen 14 und 12, bei letzteren praktisch nur noch in der 12. Zone laufen. *Boa* und *Epicrates* stellen ausgesprochen deutlich einen intermediären Typus dar, indem die Zone 14 verschwindend klein ist und die Zone 12 in erster Linie die optische Impulsleitung besorgt. Die Zone 13, die im Falle dieser primitiven Schlangen wie bei Echsen wenige Neurone und optische Fasern enthält, ist nicht reduziert worden. Gerade der Umstand, daß bei höheren Schlangen die ebenso differenzierte Zone 13 noch erhalten ist und nicht von optischen Fasern überlagert wird (d. h. äußerste Schicht ist), ist ein Hinweis, daß bei Schlangen die 12. Zone größtenteils oder ausschließlich die Funktion der optischen Afferenz leistet.

Das Stratum opticum (= Zone 14) ist also bei Wühlschlangen und Boiden reduziert, bei höheren Schlangen ist es praktisch verschwunden. Bei höheren Schlangen sind von den sechs Strata (nach der Einteilung von HUBER und CROSBY) nur noch *fünf* vorhanden.

Schlangen, ausgenommen primitive Formen, haben funktionell ein «Stratum opticum»; vom vergleichend morphologischen Standpunkte aus fehlt aber *das* Stratum opticum. Die jetzt peripherste Zone 13, die noch genau gleich wie bei Echsen sehr lockere, dünne Fasern und wenige Zellen enthält, hat sich bei höheren Schlangen in gleicher Ausprägung erhalten und ist nicht, wie HUBER und CROSBY [1933b] und LÜDICKE [1962] es angedeutet haben, eine spezielle Bildung bei Schlangen, ein mögliches Stratum zonale.

Dadurch, daß die Zone 13 bei *Boa* und *Epicrates* trotz Reduktion des Stratum opticum persistiert, ist ein Zustand, in dem sie «noch nicht» zu äußerst liegt, erhalten. Bei Wühlschlangen ist die Zone 13 im Zuge einer gewaltigen Reduktion des Stratum fibrosum et griseum superficiale meist nicht mehr festzustellen. Das ist auch der Grund, weshalb sich bei diesen Formen die Zuordnung der vorhandenen optischen Fasern zur Zone 12 oder 14 schwierig gestaltet.

Soll nun etwas über den Verlagerungsprozeß der optischen Afferenz hinsichtlich der Evolution des Schlangentectum ausgesagt werden, sind zwei wesentliche Bemerkungen vorausszuschicken. Erstens sei hier nochmals betont, daß bei den meisten untersuchten Echsen viele optische Fasern in *beiden* Zonen, 14 und 12 liegen. Im allgemeinen hat bei Echsen das Stratum opticum für die optische Afferenz keineswegs vorrangige Bedeutung. Zweitens soll in Betracht gezogen werden, daß in jeder der opticusführenden Zonen phylogenetisch die Potenz der Entwicklung zur wichtigeren optischen Schicht liegt. Für beide Möglichkeiten sind unter den hier bearbeiteten Arten Beispiele zu nennen. Im Falle von *Varanus* ist die Möglichkeit der Hauptfunktion im Stratum opticum verwirklicht (Abb. 22 A). Der Anteil an optischen Fasern der Zone 12 ist gering. *Varanus* scheint innerhalb der Squamataengruppe eine Sonderstellung einzunehmen, denn es ist keine andere Form, bei der das Stratum opticum *sensu stricto* auch funktionale Dominanz zeigt, bekannt. Die *Varanidae* können in bezug auf die superfiziellen Schichten nicht in eine verwandtschaftliche Beziehung mit den Schlangen gesetzt werden. Im Gegensatz dazu ist die Verlagerung der optischen Afferenz in die Zone 12 bei den Schlangen zu beobachten, was, wie oben erwähnt, bei den evoluierten Formen sogar zum Verlust des Stratum opticum geführt hat.

Da gewisse Schlangen wie *Typhlops* und *Boa* (Abb. 22 C, D) deutlich sowohl in der 12., als auch in der 14. Zone optische Fasern aufweisen, darf als stammesgeschichtlicher Ausgangspunkt eine Faserverteilung ähnlich der von *Lacerta* (Abb. 24 B), beziehungsweise der Echsen allgemein, angenommen werden.

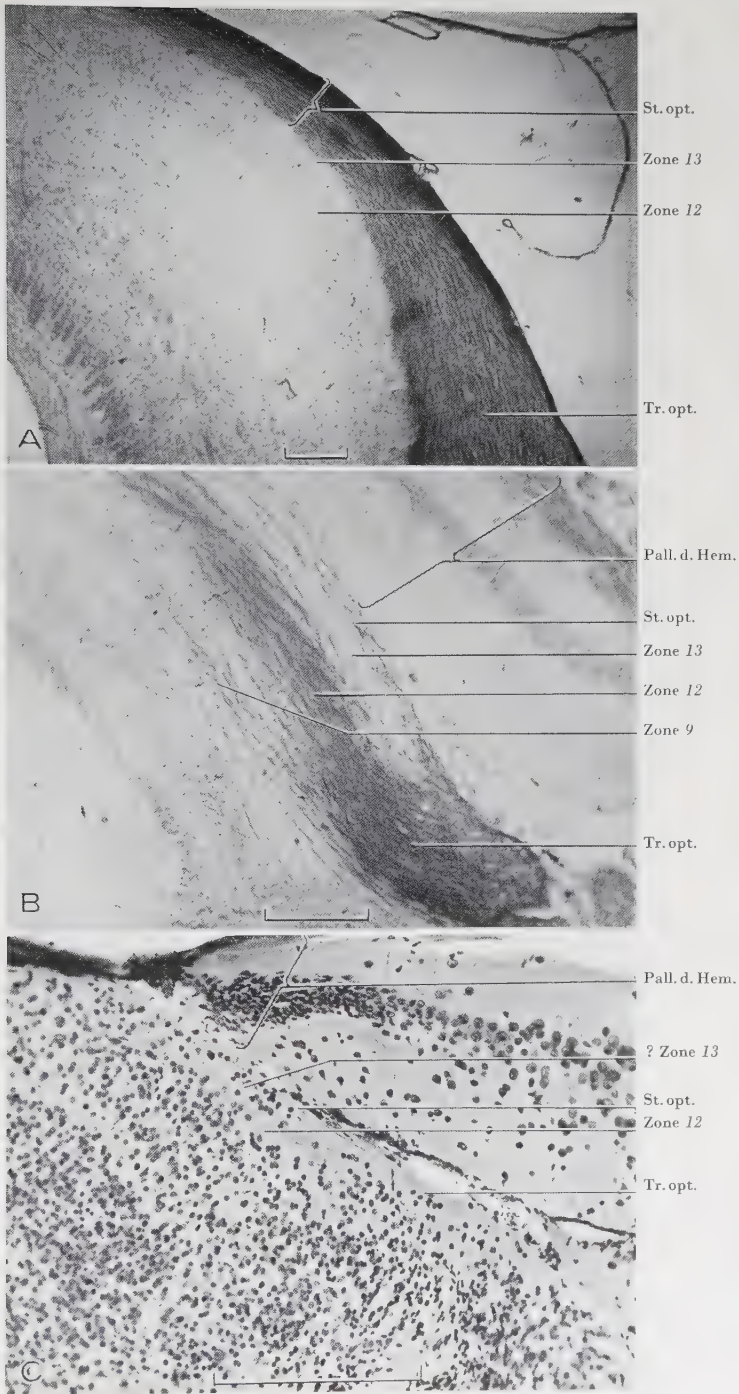
Erweitern wir den Vergleich auf primitive Schlangen, wie Boiden und Wühlschlangen, dann läßt sich feststellen, daß im Rahmen der Gesamtreduktion der superfiziellen Schichten unter den beiden opticusführenden Zonen das Stratum opticum in besonders starkem Maße betroffen wurde. Die Zone 12 ist hingegen bei Schlangen erhalten und dürfte deshalb in der Phylogenese resistenter gewesen sein.

Bei *Malpolon*, einer höheren Schlange, deren superfizielle Schichten volumenmäßig gar keinen rückgebildeten Eindruck machen, ist strukturell ähnliches zu beobachten. Die 12. Zone ist sehr gut entwickelt, während das Stratum opticum nur noch als winziger Rest im rostromedianen Tectum nachzuweisen ist (p. 56). Daß ein solcher Rest gerade rostral noch auftreten kann, hängt damit zusammen, daß bei einem noch voll entwickelten Stratum opticum oder bei einer anderen opticusführenden Zone die Mächtigkeit der Schicht rostral größer ist als kaudal. Durch das fortwährende Abzweigen von Fasern in zentrale Richtung wird die Zone im Verlauf durch die Tectumoberfläche dünner.

Es liegt nun auf der Hand, daß eine solche Situation, wie sie bei *Malpolon* vorgefunden wird, von einem ähnlichen Zustand, wie er für *Boa* oder *Typhlops* beschrieben wurde, abgeleitet werden kann. Der Schritt zu *Vipera*, bei der Spuren eines Stratum opticum völlig fehlen, ist nur noch klein.

Daß die Beschickung der beiden diskutierten Zonen mit optischen Fasern unmittelbar mit dem Aufteilungsmodus im rostralen Tectum zusammenhängt, soll anschließend noch an Sagittalschnitten erläutert werden. Die Abbildung 22 zeigt den Verlauf der optischen Fasern im rostralen Tectum opticum. Im Falle von *Lacerta* (Abb. 22 B) sind die drei opticusführenden Zonen 9, 12 und 14 zu erkennen. Wie ein Keil schiebt sich die Zone 13 zwischen die Zonen 12 und 14 rostral zur

Abb. 22. Die Verteilung der Fasern des Tractus opticus auf die peripheren Schichten im rostralen Tectum opticum bei A = *Varanus flavescens*, B = *Lacerta sicula*, C = *Typhlops vermicularis*, D = *Boa constrictor* und E = *Vipera aspis*. Parasagittalschnitte, deren rostrale Richtung nach rechts geht. Färbungen: A, B, und D Luxol/Kresylviolett, C Albumosesilber/Kresylviolett und E Albumosesilber. Die Maßeinheit bedeutet 0,2 mm. (Abb. 22 D und E siehe p. 63.)



Stelle, wo sich die Opticusfasern verteilen. Bei den Schlangen (Abb. 22 C, D, E) sind die verschiedenen Grade der Reduktion des Stratum opticum zu sehen. Bei *Varanus* (Abb. 22 A) laufen die sehr dicht gepackten optischen Fasern dicht an der Oberfläche und bilden das außerordentlich stark ausgebildete Stratum opticum.

Die vorangegangenen Beschreibungen, so insbesondere die Homologieschlüsse zwischen Echsen und Schlangen, lassen sich weitaus am besten mit der Untersuchung von P. RAMON [1896] über die Struktur des Tectum opticum des Chamäleon vereinen. Seine Veröffentlichung *Estructura del encéfalo del camaleon* gibt eine grundlegende Darstellung der Feinstrukturen der Schichten im Tectum opticum.

Als erste interessiert uns die 12. Zone. Daß sie sowohl zelluläre als auch faserige Anteile (insbesondere des Tractus opticus) aufweist, kommt in der Beschreibung von RAMON deutlich zum Ausdruck: «12ª Zona. Formada por células pequeñas, agrupadas desigualmente, sumergidas en un espeso plexo de fibras de mielina, continuadas con el tractus opticus» (= 12. Zone. Besteht aus kleinen, verschiedenartig angeordneten Zellen, welche in einer Art Plexus von myelinisierten Fasern, die sich aus dem Tractus opticus fortsetzen, gelegen sind). Das Sich-Fortsetzen der Fasern aus dem Tractus opticus wird hier betont. Daß diese Zone als optische Schicht gegenüber dem Stratum opticum keineswegs minderwertig ist, geht aus der fast gleichen Beurteilung der letzteren Zone hervor: «14ª Zona. Contiene abundantes fibras ópticas que forman un haz apretado, continuando con el tractus opticus» (= 14. Zone. Enthält reichliche optische Fasern, die ein dichtes Bündel, das sich aus dem Tractus opticus fortsetzt, bilden). Die Charakterisierung der beiden Zonen 12 und 14 legen es nahe, daß RAMON prinzipiell an zwei gleichwertige optische Schichten gedacht hat. Er bringt dies übrigens im Rahmen einer Beschreibung der Zone 13 *expressis verbis* zum Ausdruck: «Zona 13ª. – Es un estrecho limbo que contiene fibras ópticas y arborizaciones terminales de las mismas, y que yace entre las dos primeras capas de fibras continuadas con el tractus» (= Zone 13 – Es handelt sich um einen schmalen Saum, der optische Fasern und deren Endverästelungen enthält, und der zwischen den zwei primären, aus dem Tractus fortgesetzten Faserschichten liegt).

Es ist nun notwendig, daß der Begriff des *Stratum opticum* definiert ist. Prinzipiell bieten sich dazu zwei Möglichkeiten an: 1. Das Stratum opticum entspricht der Zone 14 nach RAMON. Es besteht vor allem

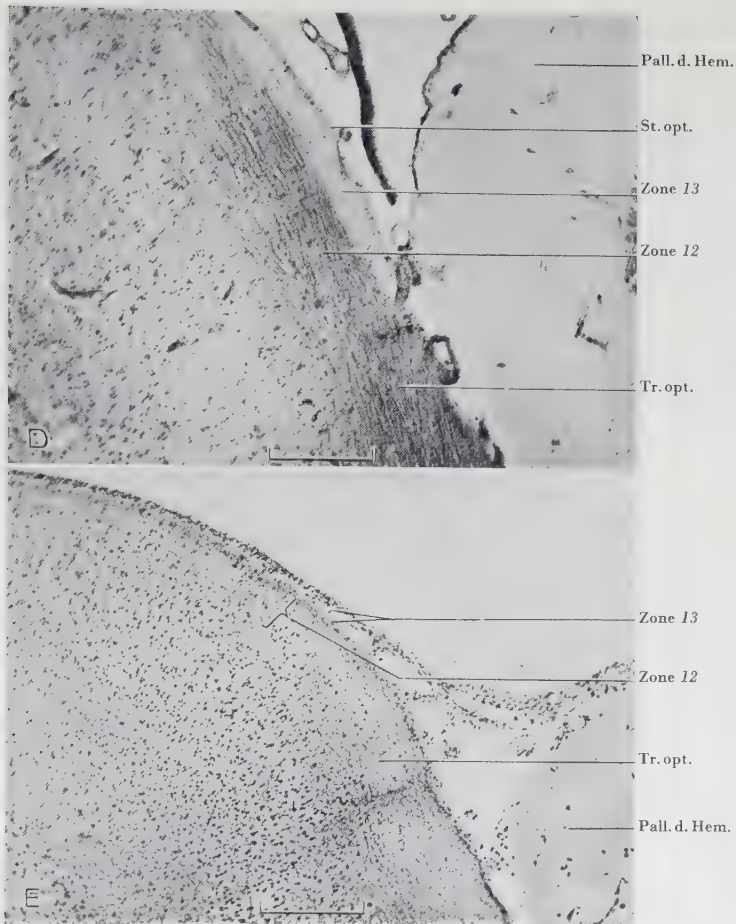


Abb. 22 D und E. (Legende siehe p. 60.)

aus optischen Fasern. 2. Als Stratum opticum wird diejenige Schicht bezeichnet, die den Hauptanteil der optischen Fasern im Tectum führt.

Da Homologiefragen im Zentrum dieser Betrachtung stehen, hat die erstere Auffassung den Vorrang. Zudem verstehen HUBER und CROSBY [1933b], BECCARI [1943] und LÜDICKE [1962] unter dem Stratum opticum die 14. Zone nach RAMON. Da die 12. Zone aber gerade bei Squamaten als opticusführende Schicht noch größere Bedeutung hat, wird sie von jetzt an als *Stratum opticum internum* bezeichnet.

Die Benennungen lauten also:

14. Zone = Stratum opticum

12. Zone = Stratum opticum internum

In der Literatur dieses Jahrhunderts wurde im allgemeinen die Bedeutung als opticusführende Schicht der Zone 14 zugesprochen. So haben HUBER und CROSBY [1933 b] das Stratum opticum als Begriff dieser Zone homolog gesetzt. Es kam aber auch vor, daß eine optische Schicht beschrieben wurde (die Beobachtungen deuten auf die Zone 12 hin), die bei gewissen Formen an der Oberfläche des Tectum liegen könne (hier war offensichtlich die Zone 14 verstanden).

Sehr selten wurden *alle* Charakteristika der Zone 12 hervorgehoben. Meistens ist sie als graue Schicht geschildert, denn es sind Zellen, nämlich die von RAMON festgestellten zwei Typen, vorhanden; es sind tangential liegende Zellen mit tangential gerichteten Dendriten und einem ebenso orientierten Axon, das dann nach innen abbiegt und unorientierte Zellen mit kurzen Dendriten und einem Axon, das nach innen läuft.

Ebenso wesentlich sind in der 12. Zone die optischen Fasern. Diese Zone ist in mindestens gleichem Maße eine weiße Schicht. CAIRNEY [1926] hat bei *Sphenodon punctatum* die optische Schicht, die etwas unter der Oberfläche des Tectum liegt, beschrieben. Er hat offensichtlich die Bedeutung dieser, der Zone 12 homologen Schicht hervorgehoben. Er schreibt dann weiter, daß diese Schicht nach den Untersuchungen von DE LANGE [1913] bei *Varanus* ganz an der Oberfläche liegt. Allerdings sind, da bei *Varanus* die Zone 14 die optische Hauptschicht ist, zwei nicht homologe Schichten verglichen worden. CAIRNEY hat aber bei *Sphenodon* mit Hilfe von Silberdarstellungen weiter periphere Fasern festgestellt, die er dem optischen System zordnete. Diese dürften entweder dem eigentlichen Stratum opticum oder der Zone 13 entsprechen.

Die Situation mit den zwei primären opticusführenden Zonen darf, mindestens innerhalb der Squamatengruppe, als *abwandelbarer Grundtypus* angenommen werden. Es können ein Überwiegen, dann eine teilweise oder totale (nur bei 14 möglich) Reduktion des Stratum opticum oder des Stratum opticum internum verwirklicht vorgefunden werden (Abb. 23).

Nach der Feststellung, daß sich bei höheren Schlangen das Stratum opticum zurückgebildet hat, stellt sich nun die Frage, weshalb die Zone 13 noch vorhanden ist. Sie enthält vor allem sehr lockere, teils schräg vom Stratum opticum nach innen laufende, teils in ihrer

Richtung unbestimmt liegende optische Fasern. Der Gedanke, daß, wenn das Stratum opticum internum die Aufgabe der optischen Afferenz vollständig übernommen hat, und die Impulse zentralwärts weitergeleitet werden, die darüber liegende Zone 13 überflüssig werden könnte, läge auf der Hand. Die spärlich gestreuten Zellen, die sowohl bei den Echsen, als auch bei den Schlangen, die eine erkennbare Zone 13 haben, sind immer in derselben Weise darin enthalten. Was ihre genaue Funktion ist, bleibt noch unbekannt. Ein Zusammenhang mit den opticusführenden Zonen ist sehr wohl möglich, doch dann sicher nicht nur mit dem Stratum opticum, sondern ebenso mit dem Stratum opticum internum. Bei den höheren Schlangen scheinen Fasern teilweise aus der Zone 12 zu kommen.

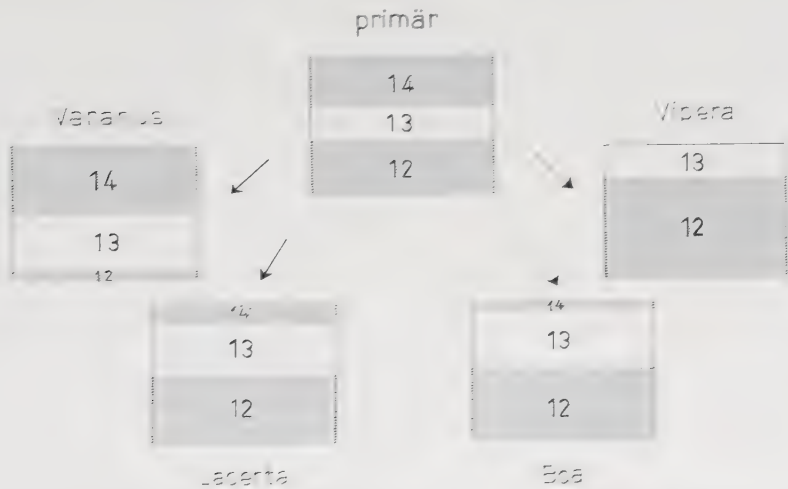


Abb. 23. Die primären opticusführenden Zonen 12 und 14 und Beispiele für verwirklichte Abwandlungen ihrer Ausprägung. Das Überwiegen der Zone 14 bei *Varanus*, der Zone 12 bei *Lacerta*, *Boa* und *Vipera*.

Eine andere Erklärung für die Erhaltung der 13. Zone wäre die, daß Zellen der Zonen 3 und 5 durch die von RAMON beschriebenen radial gerichteten und peripher endigenden Axone mit ihr in Verbindung stehen. Diese Verbindung bliebe durch eine Reduktion des Stratum opticum unberührt.

Nach dieser Auseinandersetzung haben sich für die Peripherie des Tectum opticum als Trägerin der optischen Afferenz neue Perspektiven ergeben. Die Ansicht ist nicht mehr die, daß eine morphologische Einheit (das Stratum opticum) immer die opticus haltige Zone ist.

Aufbauend auf der Feststellung von RAMON, daß es im Tectum opticum der Echsen *zwei primäre Schichten gibt, die sich aus dem Tractus opticus fortsetzen*, ergibt sich nach der Untersuchung an verschiedenen Echsen und Schlangen, daß *funktionell die optische Impulsaffferenz bevorzugt in der einen oder in der anderen Zone geschehen kann*. Eine Verlagerung in die Zone 14 kann eine teilweise Rückbildung der Zone 12, die Ausprägung der Zone 12 ein teilweises oder völliges Verschwinden der Zone 14 zur Folge haben.

Einige Gedanken zu den Unterschieden des Tectum opticum zwischen Echsen und Schlangen

Es hat sich gezeigt, daß in der quantitativen Ausprägung und im zyto- und faserarchitektonischen Aspekt der Schichten des Tectum opticum zwischen Echsen, Wühlschlangen, Boiden und höheren Schlangen Unterschiede und Ähnlichkeiten bestehen. Im folgenden soll nun versucht werden, unter Beachtung der konstanten und ähnlichen Strukturen, die morphologische Bedeutung dieser Unterschiede zu erfassen.

Die Wühlschlangen und Boiden, die in bezug auf strukturelle Merkmale intermediär erscheinen, helfen beim Vergleich und bei der Homologisierung von Tectumanteilen von Echsen und Schlangen wesentlich mit.

Zunächst sollen aber die Unterschiede zwischen Echsen und Schlangen, unter Weglassung der hinsichtlich des Tectum intermediären und reduzierten Wühlschlangen und Boiden, vorangestellt werden (auch *Varanus* ist vorläufig nicht berücksichtigt, siehe p. 73).

Die relative Masse des Tectum opticum der höheren Schlangen liegt in derselben Größenordnung, wie diejenige der Echsen. Ferner sind die Proportionen zwischen den drei Schichtgruppen (periventrikuläre, zentrale und superfizielle Schichten, siehe p. 31) dieselben. Im Gegensatz zur quantitativen Übereinstimmung der Schichtgruppen stehen die beträchtlichen Unterschiede in der Differenzierung. Wenn auch die Mehrheit der 14 Ramonschen Zonen bei Schlangen nachweisbar ist, so wird doch die Schichtung durch ein augenfälliges schlangentypisches Phänomen, die morphologische Durchdringung, etwas verwischt. Zum Beispiel ist bei Echsen in den periventrikulären Schichten eine klare Sonderung in graue und weiße Lagen zu erkennen. Dagegen sind diese Lagen bei höheren Schlangen ineinander übergehend. Ebenso verhalten sich die zentralen und superfiziellen Schichten.

Die peripheren unter den superfiziellen Zonen der höheren Schlangen sind etwas besser voneinander zu sondern. Dabei ist allerdings ein Differenzierungsunterschied, der von besonderem Interesse ist, hervorzuheben: Die Axone von der Retina laufen bei Echsen durch das Stratum opticum und das Stratum opticum internum ein. Der Verlust der ersteren Zone wird dagegen bei Schlangen durch die Ausprägung des Stratum opticum internum ausgeglichen.

Diese außerordentlichen Differenzierungsunterschiede innerhalb der Squamaten sind eindrucklich. Überraschend ist, daß die Differenzierung des Tectum der Schlangen von dem der Echsen mehr abweicht, als es die verwandtschaftliche Beziehung erwarten ließe. Dies deutet darauf hin, daß das Tectum opticum in der Phylogenese der Schlangen starken Umgestaltungen unterworfen war.

Diese Umwandlungen im Tectum von Echsen zu Schlangen durch Reduktion und neues Wachstum rezeptorischer Areale, die gleichartigen Prozessen im Augapparat (WALLS [1963]) entsprechen, werden durch intermediäre Differenzierungen bei Wühlschlangen und Boiden weitgehend bestätigt. Die folgende Zusammenstellung erläutert die Charakteristika der Differenzierung im Tectum verschiedener Squamaten (siehe p. 69).

Diese Darstellung zeigt, daß in allen drei Schichtgruppen (periventriculär, zentral und superfiziell) die Wühlschlangen strukturell intermediär zwischen Echsen und höheren Schlangen stehen. Dies bezieht sich auf das oben erwähnte Phänomen der morphologischen Durchdringung von grauen und weißen Lagen.

Wichtig sind aber auch die quantitativen Unterschiede. Diese sind bei den superfiziellen Schichten am auffälligsten. Die Reduktion dieser rezeptorischen Schichten bei Wühlschlangen entspricht der Rückbildung des Augapparates. Dieser Gedanke läßt sich mit einer Hypothese von WALLS [1963] verbinden.

Zur Theorie, daß sich die höheren Schlangen aus unterirdisch lebenden «Blindschlangen» entwickelt haben, und die letzteren zuvor aus Echsen, die an die grabende Lebensweise angepaßt waren, entstanden sind, hat WALLS durch Untersuchungen am Squamatenauge Wesentliches beigetragen. Diese Theorie wurde übrigens zum erstenmal von MAHENDRA [1938] entwickelt, und BELLAIRS und UNDERWOOD [1951] stellten sie ausführlich dar.

WALLS hat festgestellt, daß die Augen von Echsen und Schlangen grundlegend verschieden aufgebaut sind. Die Unterschiede seien hier kurz wiedergegeben:

	Echsen	Schlangen
Ocularschild	—	vorhanden
Augenlider	beweglich	starr
Hardersche Drüse	klein	sehr groß
Tränendrüse	vorhanden	zurückgebildet
Form des Augapfels	in der optischen Achse verkürzt	sphärisch
Sclera	mit Knorpel und Knochen verstärkt	ohne Knorpel und Knochen, fibrinös
Schlemm'scher Kanal	in der Sclera	in der Cornea
Linse	farblos, mit Ringwulst	gelb, ohne Ringwulst
Ciliarkörper	mit Muskulatur	ohne Muskulatur
Sphincter und Dilator der Iris	ektodermal	mesodermal
Akkommodation	Verformung der Linse	meist durch Verschiebung der Linse in der optischen Achse
Conus papillaris	ektodermal	mesodermal
Sehzäpfchen	mit gelben Öltröpfchen	ohne Öltröpfchen
Fovea	vorhanden	nur bei spezialisierten Baumbewohnern schwach vorhanden

WALLS vertritt auf Grund dieser Fakten die Hypothese, daß in der Phylogenese der Schlangen ancestrale, an die unterirdische Lebensweise angepaßte Echsenformen den Augapfel bis auf wenige Rudimente abgebaut haben. Diese Formen waren die Vorfahren der zunächst noch wühlenden Schlangen. Diejenigen Formen, die sich wieder an die oberirdische Lebensweise angepaßt hatten, es sind die meisten rezenten Schlangengattungen, bauten aus den Augenrudimenten ein weitgehend neues Auge auf.

Die Hypothese von WALLS erhellt nun die Befunde der unterschiedlichen Schichtung im Tectum opticum von Echsen und Schlangen. Unter Voraussetzung dieser Hypothese ist es zu erwarten, daß im Mittelhirndach die Gebiete, die der optischen Afferenz und der Impulsaufnahme und -verarbeitung dienen, ebenfalls so tiefgreifende Unterschiede aufweisen. Diese Teile müssen wie der Augapfel bei Wühlschlangen rudimentär erscheinen. Daß dies zutrifft, zeigten schon die beschreibenden Darstellungen.

Nun ist es notwendig, diese Sachverhalte im Lichte des Gesichtspunktes der Phylogenese der Schlangen zu betrachten. Es soll aber durchwegs versucht werden, bei den rezenten Wühlschlangen die

Zonen	Felchen (exkl. Larvenst.)	<i>Typhlops</i> , <i>Lepidophaps</i> , <i>Pseudurus</i>	<i>Cylindrophaps</i> <i>Xenopeltis</i>	Ron	höhere Schlangen
<i>I 4</i>	eine optischführende Schicht	nur rostral bei <i>Typhlops</i>	sehr dünn		nicht vorhanden, oder sehr rudimentär rostroventral im Tectum
<i>I 3</i>	molekulare Schicht, wenige Fasern und Zellen	?	?	molekulare Schicht, wenige lockere Fasern und Zellen	
<i>I 2</i>	eine der optischführenden Zonen, Band mit Zellen	? wenige optische Fasern, Zellen?	? wenige optische Fasern und Zellen	die optischführende Zone; viele Zellen	
<i>I 1</i>	zellarme molekulare Schicht und radial laufende Fasern			? wenn vorhanden, dann durchdrungen von Zellen der Zone <i>I 0</i>	
<i>I 0</i>	Zellen als lockere, klare Schicht		?	ausgeprägte, aber schwer begrenzbar zelluläre Schicht	
<i>9</i>	Fasern und Verästelungen	—	—	?	schwer begrenzbar, durchdrungen von Zellen der Zone <i>I 0</i>
<i>8</i>	Lage von Zellen	—	?	?	?
<i>7</i>	machtige zelluläre Schicht	zelluläre Schicht, zum Teil durchdrungen mit der Zone <i>6</i>			
<i>6</i>	viele myelinisierte tangentielle Fasern; wenige laufen in der Zone <i>7</i>	Fasern, zum Teil in der Zone <i>7</i> laufend		Lage von Zellen (Dichtezunahme nach peripher) und Fasern (Dichtezunahme nach innen)	
<i>5</i>	in Lagen gegliederte graue Schicht	graue Schicht, die schwach in Lagen gegliedert ist		graue Schicht, nach innen undeutlich begrenzt	
<i>4</i>	Faserschicht	? wenn vorhanden, dann mit <i>3</i> und <i>2</i> durchdrungen			
<i>3</i>	Zelluläre Lage				
<i>2</i>	Molekulare Schicht mit Fasern	morphologisch durchdrungen		morphologisch durchdrungen	morphologisch durchdrungen, Dichtezunahme der Zellen nach peripher
<i>I</i>		E P E N D Y M			

Eigenheiten, die «schlangenursprünglich» sind, von den im Sinne einer Spezialisierung erworbenen, zu unterscheiden. In der Stammesgeschichte der rezenten Wühler sind wahrscheinlich einige zusätzliche Reduktionen geschehen.

Beim ancestralen wühlenden Schlangentypus, den WALLS annimmt, müssen die Rudimente des Auges sehr spärlich gewesen sein, da das neu aufgebaute Auge, nämlich das der höheren Schlangen im Vergleich zu dem der Echsen viele andere Strukturen aufweist. Für die Bezeichnung Rudimente ist aber in bezug auf das Tectum opticum Vorsicht notwendig, denn die meisten der 14 Ramonschen Zonen der Echsen sind bei höheren Schlangen auch vorhanden. Der ancestrale Typus muß also mindestens alle Zonen, die bei rezenten Schlangen auftreten, enthalten haben. Veränderungen, so wie sie der histologische Aspekt erläutert, zum Beispiel die morphologische Durchdringung von Zell- und Faserzonen, zwingen zur Annahme von wesentlichen Prozessen in der Phylogenese.

Als der wühlende Schlangentypus entstand, zog natürlich die Reduktion des Augapparates Veränderungen in den rezeptorischen Zentren nach sich. Der Tractus opticus wurde von der Rückbildung stark betroffen (siehe p. 18). Etwas weniger wurden sicher die rezeptorischen Schichten des Tectum erfaßt, denn sie erhalten, wie HUBER und CROSBY [1933 a] betonen, nicht nur optische, sondern auch nicht-optische Impulse (p. 31). Durch die Reduktion der optischen Afferenz wurden die nicht-optischen Funktionen wahrscheinlich weniger gestört. Das erklärt, weshalb doch immerhin eine Großzahl der Ramonschen Zonen überlebt hat. Daß nun bei rezenten Wühlschlangen, vor allem bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* ein beträchtlicher Teil der superfiziellen Zonen fehlt, deutet auf eine weitere Spezialisierung hin. Zudem scheinen auch die nicht-optischen Funktionen eine Einbuße erfahren zu haben.

Nun haben aber die untersuchten Echsen eine Schicht, die sicher ausschließlich im Dienste des optischen Funktionskreises steht, nämlich das Stratum opticum. Diese Zone ist im Laufe der Entwicklung zu den Schlangen sukzessive reduziert worden. Bei *Cylindrophis* und *Xenopeltis*, dann besonders auch bei *Boa*, konnte das zwar dünne Stratum opticum nachgewiesen werden. Dies ist sicher ein ursprüngliches Merkmal primitiver Schlangen. In sehr geringem Maße sind Reste einer Zone 14 auch bei *Typhlops* zu finden. Die Reduktion des Stratum opticum hat wahrscheinlich mit der der Augen Schritt gehalten.

Angenommen, das Stratum opticum wäre während der Entwicklung zum ancestralen wühlenden Schlangentypus völlig verschwunden, dann dürfte keiner seiner Nachfahren ein solches aufweisen. Es ist aber eine Tatsache, daß diese Schicht bei oberirdisch lebenden Boiden auftritt, nicht aber bei höheren Landschlangen. Das bedeutet, daß zwei Varianten eines phylogenetischen Werdeganges möglich sind:

1. Die Zone 14 ist während der Entwicklung zum ancestralen Schlangentypus bis zu einem kleinen Teil reduziert worden; dies etwa bis zu dem Maß, wie es bei *Xenopeltis* oder *Boa* vorgefunden wird. Die völlige Reduktion der Schicht wäre dann im Entwicklungsverlauf zur «wieder-oberirdischen» Lebensweise oder gar später geschehen (Abb. 24 A).

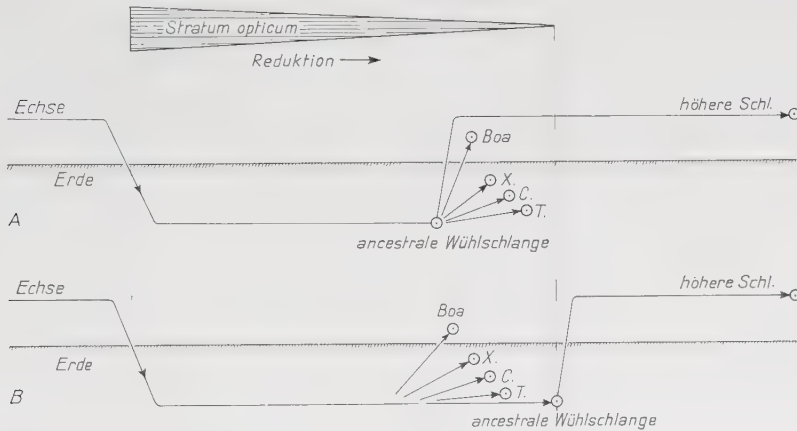


Abb. 24. Die zwei Möglichkeiten der Reduktion des Tectum opticum in der Phylogenie der Schlangen (siehe Text). C = *Cylindrophis*, höhere Schl. = höhere oberirdisch lebende Schlangen, T = *Typhlops*, X = *Xenopeltis*.

2. Die Zone 14 ist während der Entwicklung zum ancestralen Schlangentypus vollständig reduziert worden. Aus dieser Form haben sich dann alle höheren Schlangen entwickelt. Die primitiven Schlangen, die noch nachweisbare Reste eines Stratum opticum haben, sind dann nicht von jenem Typus abzuleiten, sondern bilden früher von der «Hauptschlangenlinie» abgezweigte Gruppen (Abb. 24 B).

Die Frage, welcher der beiden Möglichkeiten der Vorzug gehört, bleibt unbeantwortet.

Es erhebt sich generell die Frage nach der nun schon oft erwähnten morphologischen Durchdringung der Zell- und Fasergebiete. Diese

Erscheinung tritt, wie aus dem beschreibenden Teil hervorgeht, in sämtlichen Gebieten des Tectum opticum der Schlangen auf. Dabei stehen die Wühschlangen immer als intermediäre Typen in verschiedenen Graduierungen da. Mit einer Interpretation des Phänomens ist aber große Vorsicht notwendig. Es könnte zunächst der Eindruck entstehen, daß die superfiziellen Schichten, die in der Evolution einen volumenmäßigen Ab- und Wiederaufbau erfahren haben, eine Erklärung liefern. Auch die Prozesse in den zentralen Schichten, die in gewisser Abhängigkeit von den superfiziellen Zonen, in zwar geringerem Maße ein ähnliches Verhalten zeigen, bieten ihre Mithilfe an.

Doch stellen die periventrikulären Zonen die Beziehung zwischen der morphologischen Durchdringung und der Teilreduktion mit dem nachfolgenden Wiederaufbau vollständig in Frage. In diesen Zonen, wo die Schichtgliederung bei Echsen, die teilweise Durchdringung bei Wühschlangen und die beinahe homogene Schichtvermischung bei höheren Schlangen offensichtlicher als in irgendeiner anderen Region des Tectum ist, liegt die absolute Dicke durchwegs in derselben Größenordnung. Es darf angenommen werden, daß die periventrikulären Schichten im Evolutionsprozeß der Schlangen quantitativ keine erhebliche Änderung erfahren haben. Dennoch haben sich zelluläre und faserhaltige Lagen durchdrungen.

Die Erscheinung der morphologischen Durchdringung von Schichten bietet reichhaltige Vergleichsmöglichkeiten. Die intermediäre Stellung der Wühschlangen kann damit aufgezeigt werden. Doch bleibt die Ursache der Durchdringung selbst unbekannt.

Im Überblick betrachtet läßt sich festhalten, daß sich die periventrikulären, die zentralen und die superfiziellen Schichten, abgesehen von der morphologischen Durchdringung, phylogenetisch verschieden verhalten haben müssen. Das Stratum album periventriculare, eine in der Phylogenese der Wirbeltiere sehr alte Schicht, die bei den Reptilien hoch entwickelt ist (HUBER und CROSBY [1933 a]), und das Stratum griseum periventriculare, das mit dem ersteren in Beziehung steht, sind in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Schlangen kaum von einer quantitativen Veränderung betroffen worden. Sie stehen allerdings nicht im optischen Funktionskreis, sondern sind mit dem dorsalen Thalamus und dem Torus semicircularis verbunden.

Im Gegensatz dazu treten im zentralen Bereich Variationen auf. Die Neurone des Stratum griseum centrale stehen in einer indirekten Beziehung zur optischen Afferenz. Dendriten sind mit den superfiziel-

len Schichten in synaptischem Kontakt (HUBER und CROSBY). Die Zone 7 und mit ihr das Stratum album centrale, das ihre Axone wegführt, sind bei der Reduktion der optisch rezeptorischen Gebiete in geringem Maße auch in Mitleidenschaft gezogen worden. Bei den rezenten Formen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* sind diese Schichten sehr stark reduziert, was zu einem gewissen Grade schlangensprünghch, dann aber Zeichen einer zusätzlichen Spezialisierung sein mag.

Die Rückbildung erfaßte die rezeptorischen superfiziellen Schichten am meisten. Bei ihrem Abbau sind das Stratum opticum und wahrscheinlich die Zone 8 verloren gegangen. Die Zonen 9–13 (vielleicht mit Ausnahme der Zone 11), die bei der ancestralen Schlangenform qualitativ noch vorhanden waren, vergrößerten sich während der Entwicklung zur «wieder-oberirdischen» Lebensweise neu. Es sei hier betont, daß die gewaltige Reduktion der superfiziellen Schichten der kleinen Wühlschlangen *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Teretrurus* auf einen kaum zu gliedernden Rest eine hochgradige Spezialisierung darstellt. Man darf deshalb nicht versucht sein, die Zyto- und Faserarchitektonik dieser Schichtgruppe der rezenten Kleinwühlschlangen mit dem hypothetischen ancestralen Schlangentypus gleichzusetzen.

Varanus ist auf Grund der Anordnungen im Tectum opticum nicht in diese theoretischen Evolutionsgeschehen einzubeziehen; er ist als spezialisierter Sonderfall zu bewerten. Bemerkenswert ist die eigenartig dünne Ausbildung des grauen Anteils im periventrikulären Gebiet (spärliche Reste der Zone 3, die Zone 5 ist eine schmale Zellreihe). Das sehr kräftig ausgebildete Stratum opticum entspricht nicht den Befunden bei den übrigen untersuchten und in der Literatur beschriebenen Echsen. Eigenartig ist, daß in den zentralen Schichten eine morphologische Durchdringung von grauer und weißer Substanz auftritt, während das übrige Tectum, wie es für Echsen typisch ist, klar gegliedert ist. In bezug auf das Tectum kann *Varanus* nicht als Ausgangspunkt für die Situation der Schlangen dienen.

Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchung über den Bau des Tectum opticum bei Echsen, Wühlschlangen, Boiden und höheren Schlangen wirken als Bekräftigung für die Ausführungen von WALLS. Ebenso leisten die Beobachtungen am Tractus opticus, am Zwischenhirn und an den, im folgenden Kapitel dargestellten Augenmuskeln, ihren Beitrag. Die Hypothese von WALLS, daß in der Phylogenese der Schlangen der Augapparat (der Echsen) bis auf wenige

Rudimente abgebaut worden ist, und daß sich aus diesen ein neues Auge entwickelt hat, läßt sich angesichts der Sachverhalte im Zentralorgan als folgende Theorie vertreten:

In der Phylogenese der Schlangen haben zunächst, entsprechend einer Anpassung an die wühlende Lebensweise, im gesamten optischen System Rückbildungen stattgefunden. Betroffen wurden der Augapparat, der Tractus opticus, der Nucleus geniculatus lateralis, der funktionell optische Anteil im Tectum opticum und die Augenmuskelkerne. Die massenmäßige Reduktion bewirkte den Verlust mancher struktureller Differenzierungen. Aus den noch vorhandenen Rudimenten wurde das optische System während der Entwicklung zur wiederum oberirdischen Lebensweise neu aufgebaut. Der Augapparat erfuhr eine Neugestaltung, der Tractus opticus erhielt eine innere Gliederung, der Nucleus geniculatus lateralis vergrößerte sich ohne neue strukturelle Differenzierung, die noch vorhandenen Schichten des Tectum opticum prägten sich in neuen Proportionen aus und die Augenmuskelkerne vermehrten ihre Zellenzahl.

C. Die Augenmuskelkerne

Es wurde gezeigt, daß der Bau der rezeptorischen optischen Anteile des Gehirns bei Echsen und Schlangen verschieden ist; er hängt unmittelbar mit der Reduktion und dem Wiederaufbau der Augen im Laufe der Phylogenese der Schlangen zusammen. Es ist anzunehmen, daß auch das efferente System der Augen, die Augenmuskelkerne, entsprechende Unterschiede aufweist.

Die Oculomotoriuskerne

Dieses Kerngebiet, das ventral unter dem Tectum opticum am Fasciculus longitudinalis medialis liegt, gliedert sich bei Echsen, wie es DE LANGE [1913] und ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY [1960] dargestellt haben, im wesentlichen in einen ventromedialen Teil, der ventral des Fasciculus liegt, und einen dorsolateralen Abschnitt, der sich über dem Faserzug befindet. Dorsal über dem letzteren Kernabschnitt ist der Nucleus oculomotorius accessorius (= Nucleus Edinger-Westphal). Vom dorsolateralen Kern führen die Wurzelfasern auf der gleichen Seite bleibend nach ventral, während sich die Fasern der ventromedialen Kerne teilweise überkreuzen.

Eine verfeinerte Gliederung hat STEFANELLI [1941] am Kern von *Chamaeleon vulgaris* und anderen Squamaten vorgenommen. Vom

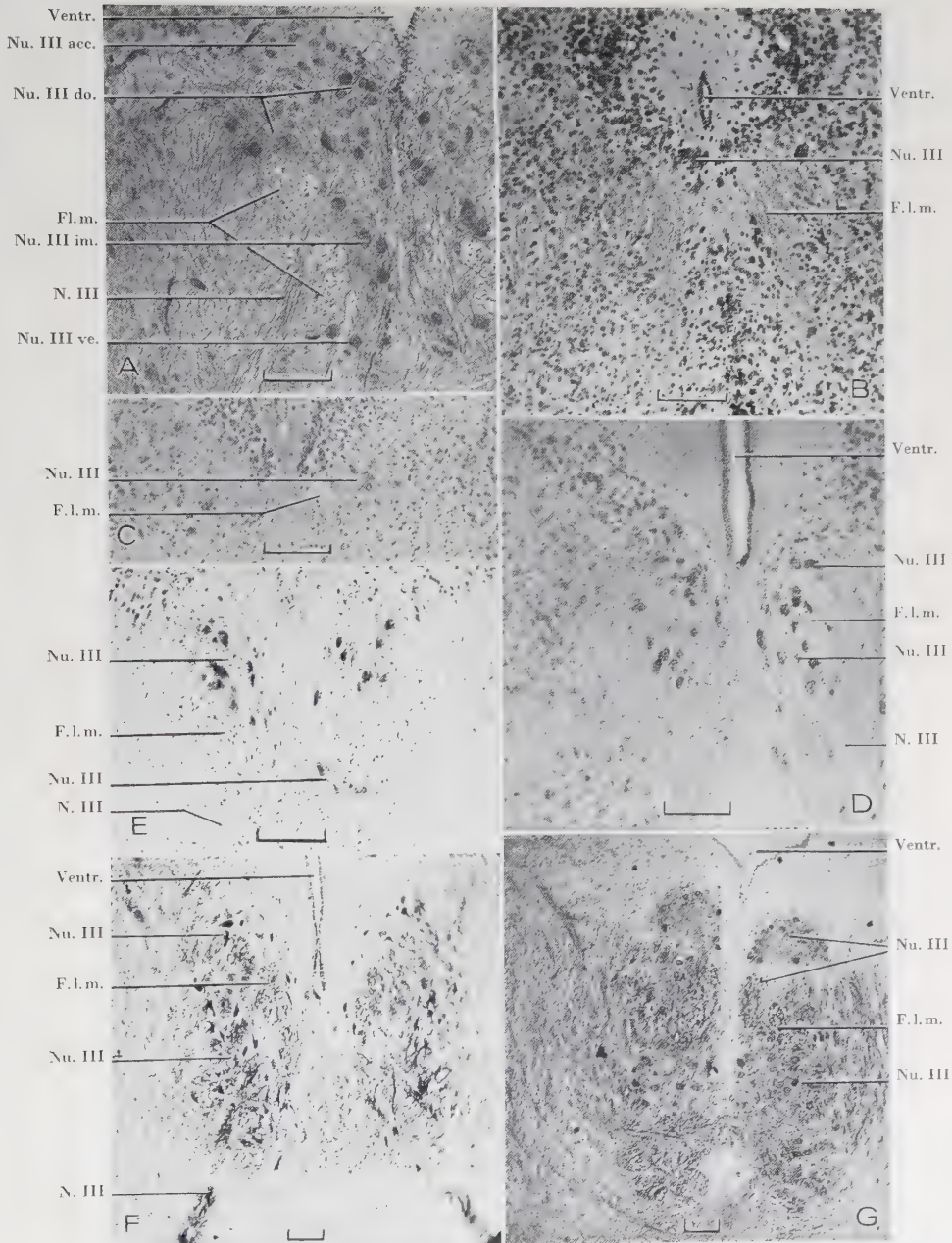


Abb. 25. Gestalt und Gliederung des Oculomotoriuskerngebietes bei A = *Lacerta s.*, B = *Typhlops v.*, C = *Teretrurus rh.*, D = *Cylindrophis r.*, E = *Xenopeltis u.*, F = *Boa c.* und G = *Malpolon m.* Erläuterung im Text. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm.

ventromedialen Teil sondert er Zellen, die median vom Fasciculus longitudinalis medialis liegen, als Nucleus III intermedius ab. Ferner stellt er im dorsalen (dorsolateralen nach obiger Bezeichnung) Kern ein mediales und ein laterales Gebiet fest.

Bei *Lacerta* können die von STEFANELLI genannten Gebiete alle gesehen werden (Abb. 25 A). Dasselbe ist auch bei *Varanus* zu beobachten, wobei aber der kleinere Nucleus III intermedius schlecht vom stark ausgebildeten ventromedialen Kern abzugrenzen ist.

Die hier zur Diskussion stehenden Schlangen zeigen lediglich eine Gliederung in ein mehr dorsales und ein eher ventral gelegenes Gebiet. Bei *Typhlops* treten einzelne Zellen auf, die sich nur schwach vom periventriculären Grau abheben. Sie liegen dorsomedial über dem Fasciculus longitudinalis medialis (Abb. 25 B). Ein mehr ventral gelegener Kern und ein Nucleus Edinger-Westphal können bei *Typhlops* nicht nachgewiesen werden. Die spärliche Wurzel des Nervus oculomotorius ist kaum sichtbar.

Beinahe gleich liegt die Situation bei *Leptotyphlops*. Es ist nur ein kleiner, dorsal über dem Fasciculus longitudinalis medialis gelegener Kern, dessen Zellen dicht gelagert sind, zu beobachten.

Das Oculomotoriuskerngebiet von *Teretrurus* (Abb. 25 C, 26 B) gliedert sich in einen dorsalen Kern mit dicht angeordneten, und einen ventralen Kern mit sehr locker gelegenen Zellen. Der letztere Kern liegt etwas ventrolateral des sehr dünnen, aber scharf abgrenzbaren Fasciculus longitudinalis medialis. Ein Nucleus Edinger-Westphal konnte nicht festgestellt werden. Gleich ist die Anordnung bei *Cylindrophis* (Abb. 25 D), nur sind beide Kernteile umfangreicher. Auch hier ließ sich kein akzessorischer Nucleus III finden.

Bei *Xenopeltis* (Abb. 25 E) ist insbesondere der dorsalere Kernteil gut ausgebildet. Er schiebt sich wie ein Keil zwischen die Mediane und den kompakten Fasciculus longitudinalis medialis. Der ventrale Kernteil nimmt zum Fasciculus eine ventromediale Lage ein. Er besteht aus wenigen Zellen, die vor allem im rostralen und mittleren Teil des gesamten Oculomotoriuskerngebietes auftreten; durch Unterbrüche ist er stark aufgelockert. Weit rostral, dorsolateral über dem dorsalen Kernteil liegt schwach umrissen der Nucleus Edinger-Westphal.

Schwierig gestaltet sich die Beurteilung einer Gliederung bei *Boa* (Abb. 25 F, 26 C), denn der Fasciculus longitudinalis medialis verläuft nicht als kompakter Zug, sondern er besteht aus unregelmäßig angeordneten Teilbündeln. Obschon die Oculomotoriuszellen locker über

den ganzen Querschnitt des Fasciculus gestreut sind, sind sie in einer gewissen Gruppierung. Eine mehr dorsale und eine eher ventral gelegene Zellgruppe lassen sich voneinander unterscheiden. Rostral ist diese Gruppierung deutlicher als kaudal. Ein Nucleus Edinger-Westphal ist nicht nachgewiesen.

Eine besondere Anordnung weist *Malpolon* auf (Abb. 25 G). Genau dorsoventral übereinander liegen ein dorsaler Kernteil, der Fasciculus longitudinalis medialis und ein ventraler Kernteil. Mehr ventral verläuft ein weiterer Teil des Fasciculus. Der erstere Kernteil, der durchwegs gut begrenzbar ist, teilt sich auf mittlerer Höhe seiner Längsdehnung in zwei übereinanderliegende Regionen, die bis zum kaudalen Ende des Kernes getrennt bleiben. Eine dazu homologe Erscheinung konnte bei anderen Schlangen nicht festgestellt werden. Der ventrale Kernteil, der sowohl rostral, als auch kaudal eine größere Längsausdehnung hat, als der dorsale Teil, läßt sich ebenfalls gut abgrenzen. Im rostralen Abschnitt, dorsolateral über dem dorsalen Kernteil, sind wenige Zellen des Nucleus Edinger-Westphal zu erkennen.

Wie STEFANELLI [1941] beschreibt, ziehen die Wurzelfasern des dritten Nerven in kranial-ventrolateraler Richtung weg. Was bei den hier untersuchten Tieren variiert, ist die Art und Weise, wie die Fasern im dorsalen Kerngebiet und in seiner unmittelbaren Nähe weglaufen. Von dorsalen Kernpartien aus müssen die Fasern den Fasciculus longitudinalis medialis, der gleichsam als Hindernis im Weg liegt, umgehen. Der Hauptteil der Fasern läuft median oder lateral um den Fasciculus herum. Ein kleiner, aber kräftiger Anteil zieht kompakt «diszipliniert» in ventrolateraler Richtung durch den Fasciculus longitudinalis medialis hindurch und spaltet diesen über eine kurze Strecke (Abb. 25 A, 26 A). Bei *Varanus* ist die Situation gleich, nur liegt der Hauptanteil an Fasern sehr medial.

Ganz anders ist der Aufbau bei *Boa*. Die Fasern sammeln sich erst außerhalb des Kernbereiches. Im Kerngebiet selber laufen die Fasern in zahlreichen Gruppen aufgespalten zwischen den einzelnen Bündeln des Fasciculus longitudinalis medialis hindurch. Erst nach diesem Durchtritt schließen sich die Fasern zusammen. Wieder anders laufen die Fasern bei *Malpolon*; sie ziehen insbesondere lateral am Fasciculus vorbei.

Bei Schlangen ist der Oculomotoriuskern weniger differenziert als bei Echsen. Dies trifft zu, ob der Bezirk quantitativ gering ausgebildet ist, wie bei Wülschlangen, oder ob er größer ist, wie bei ober-



Abb. 26. Die Gliederung des Nucleus oculomotorius bei A = *Lacerta*, B = *Teretrurus*, C = *Boa* und D = *Malpolon* (schematisiert, linke Seite im Querschnitt).

irdisch lebenden Formen. Finden sich die Zellen auf einem Querschnitt zu feineren Gruppen zusammen, so verdeutlicht eine wieder andere Gruppierung auf dem folgenden Querschnitt, daß die Lage der Zellen nicht dazu verleiten darf, eine sehr differenzierte Gliederung des Oculomotoriuskerngebietes bei Schlangen vorzunehmen.

Grundsätzlich ist eine Unterteilung des Oculomotoriuskernes in ein dorsales und ein ventrales Gebiet bei Schlangen sichtbar, doch ist eine Entsprechung zur Gliederung bei Echsen unwahrscheinlich (Abb. 26).

Ein sonderbares Verhalten zeigt der Nucleus Edinger-Westphal. Dieser akzessorische Kern, der durch seine dorsalste Lage und die etwas kleineren Zellen (TUGE [1932]) erkenntlich ist, nimmt bei Echsen (*Lacerta*, *Varanus* und nach STEFANELLI bei *Chamaeleon*, *Anguis*, *Lacerta*, *Seps* und *Tarentola*) eine relativ rostrale Lage ein. Wenn er bei Schlangen vorhanden ist, hat er eine extreme rostrale Lage, ist undeutlich abgegrenzt und massenmäßig klein. Nachgewiesen werden konnte er bei *Xenopeltis* und *Malpolon*. STEFANELLI hat ihn bei *Zamensis* festgestellt. Bei *Boa* ist das Vorhandensein des akzessorischen Nucleus fraglich; bei Wühlschlangen konnte nichts Derartiges erkannt werden.

Da dieser Kern, wie ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY [1960] schreiben, über das Ciliarganglion die Muskeln im Inneren des Augapfels bedient, ist die besonders starke Reduktion bei Schlangen verständlich. WALLS [1963] weist auf die besonderen Reduktionen der Muskulatur, die im Dienste der Akkommodations- und Adaptationsmechanismen steht, hin. Bei oberirdisch lebenden Schlangen müssen

teilweise andere Zellen des Oculomotoriuskerngebietes den Muskeln im Augapfel zugeordnet sein.

Der Vergleich des Oculomotoriuskernes von Echsen und Schlangen zeigt strukturelle und quantitative Unterschiede. Die strenge Ordnung im Aufbau bei Echsen, die STEFANELLI [1941] bei fünf verschiedenen Echsen beobachtet hat, und die auch durch eigene Untersuchungen an *Lacerta* und *Varanus* vorgefunden wird, steht einer sehr variablen Ausbildung bei Schlangen gegenüber. Der straffe Aufbau des Echsentypus hat sich im Übergang zu den Schlangen nicht erhalten. Es muß ein neuer Aufbau, dem eine beträchtliche Reduktion und eine Auflösung der echsentypischen Organisation vorangegangen sind, vorliegen, was der Auffassung von WALLS über gleiche Vorgänge im Augapfel entspricht (p. 74). Die extreme Reduktion bei kleinen Wühlschlangen, so besonders bei *Typhlops*, ist Folge einer starken Spezialisierung.

Der Trochleariskern

Die Struktur dieses Kernes ist bedeutend einfacher als jene des Oculomotoriuskernes, und es finden sich beim Vergleich von Squamatenformen weit weniger Unterschiede. Bei Formen mit reduziertem rezeptorisch-optischem System, so bei den Wühlschlangen, ist der Trochleariskern sehr klein. Er ist also in seiner Größe sehr variabel (Abb. 27). Der durchwegs oval oder rundlich geformte Kern liegt bezogen auf den Fasciculus longitudinalis medialis bei Echsen (*Lacerta*, *Varanus*, *Chalcides*, *Tarentola*) dorsal bis dorsolateral und bei den Schlangen dorsal bis dorsomedial.

Die Struktur und Lage im Querschnitt zeigen geringe Unterschiede; doch ist die Lage in der Längsachse des Gehirnes sehr verschieden. Es variieren die Lagebeziehungen zum Wurzelaustritt des Nervus trochlearis und zum Oculomotoriuskern.

Durch die dorsale Lage des Wurzelaustrittes und die abweichende Lage auf der Längsachse des Gehirnes bei verschiedenen Wirbeltierklassen nimmt der Trochleariskern unter den Augenmuskelnkernen eine Sonderstellung ein. Daß dieser Nucleus bei primären Formen (*Cyclostomata*) kaudal liegt, sich hingegen bei höheren Wirbeltieren dem Oculomotoriuskerngebiet nähert oder anschließt (ARIËNS KAPPEERS [1912]), stützt die Auffassung, daß der Kern in phylogenetischer Sicht eine neurobiotaktische Verschiebung nach rostral durchgemacht hat. Der Wurzelaustritt ist dabei an den Isthmus, das heißt zwischen das Tectum und das Cerebellum fixiert geblieben.

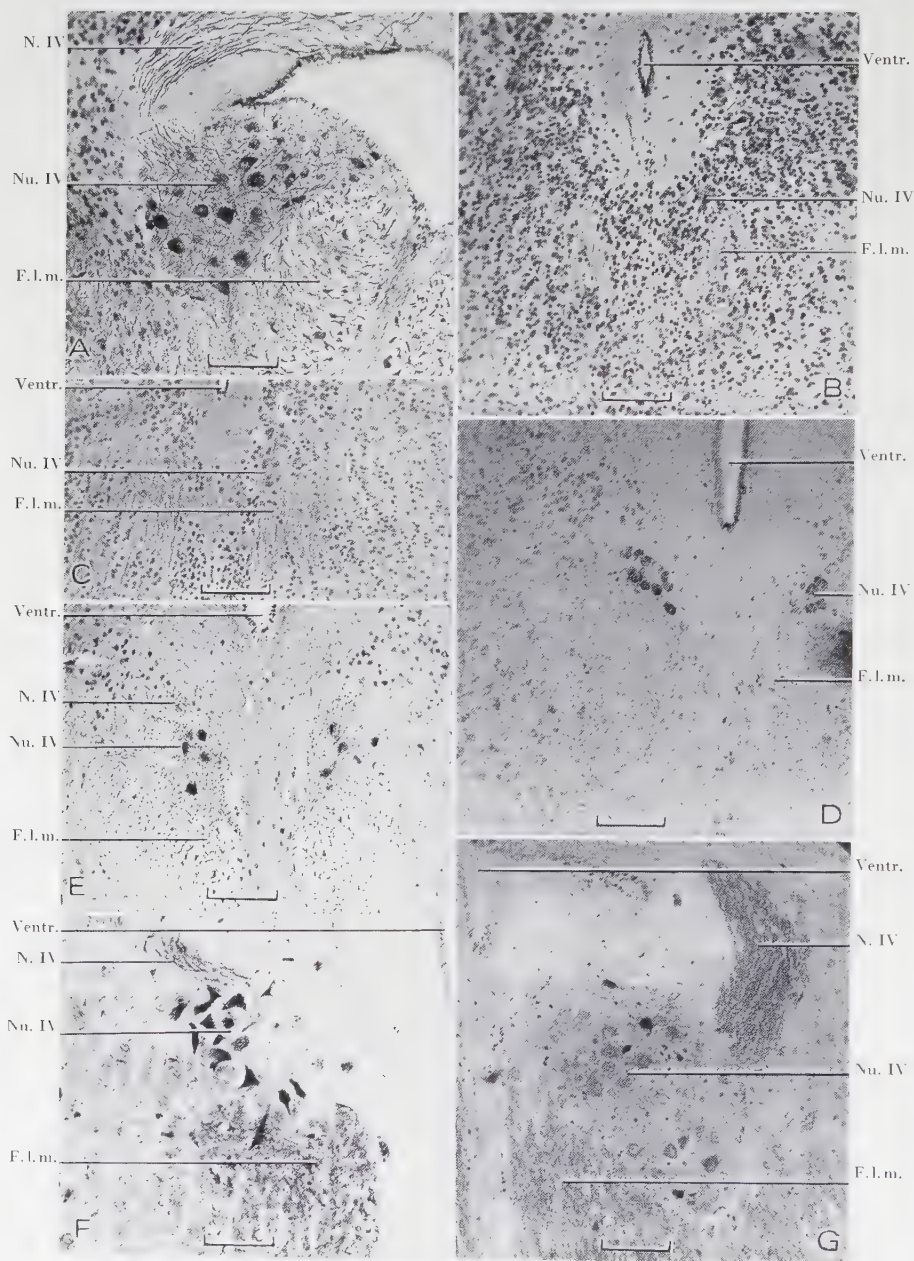


Abb. 27. Gestalt des Trochleariskernes bei A = *Lacerta s.*, B = *Typhlops v.*, C = *Teretrurus rh.*, D = *Cyndrophis r.*, E = *Xenopeltis u.*, F = *Boa c.* und G = *Malpolon m.* Beschreibung im Text. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0.1 mm.

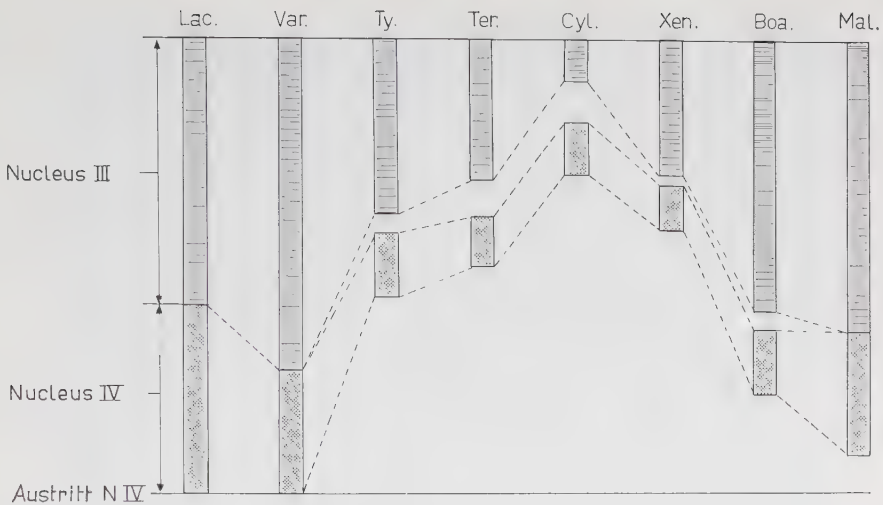


Abb. 28. Lagebeziehung und Längsausdehnung von Oculomotorius- und Trochleariskernen zwischen der festen Längsdistanz vom Rostralpol des Oculomotoriuskernes bis Austritt des Nervus IV aus dem Gehirn. Verglichen sind die Verhältnisse von *Lacerta*, *Varanus*, *Typhlops*, *Teretrurus*, *Cylindrophis*, *Xenopeltis*, *Boa* und *Malpolon*. Bei sämtlichen Schlangen liegt der Nucleus IV weiter rostral als die Austrittsstelle des Nervus. Weitere Erläuterungen im Text.

Die Lagebeziehungen sind innerhalb der Squamatengruppe beträchtlich. Die Abbildung 28 zeigt die Verschiebungen des Trochleariskernes auf der Gehirnlängsachse, wobei der Wurzelaustritt des vierten Nerven und der rostrale Pol des Oculomotoriuskernes als Fixpunkte angenommen wurden. Bei allen untersuchten Echsen, so auch bei *Lacerta* und *Varanus*, schließt der Nucleus trochlearis unmittelbar an den Nucleus oculomotorius an. Ferner liegt der kaudale Pol des ersten Kernes auf der Höhe des Wurzelaustrittes des vierten Nerven.

Anders ist die Lage bei den Wülschlangen und Boiden. Der Trochleariskern liegt in einem Abstand vom dritten Kern. Ferner liegt er weiter rostral als seine Nervenwurzel (Nervenwurzelaustritt und Kreuzung liegen immer auf derselben Höhe). Auf Grund der Auffassung von ARIËNS KAPPERS [1912] über die Erscheinung der Neurobiotaxis ist die Rostralverschiebung des Trochleariskernes als Folge der Reduktion des Oculomotoriuskernes zu verstehen. Der Trochleariskern ist gleichsam in einen «frei gewordenen» Platz nachgerückt.

Bei höheren Schlangen, so bei *Malpolon*, ist zwischen den Kernen III und IV kein Abstand mehr zu finden. Doch ist noch ein kleiner

Abstand zwischen dem vierten Kern und seiner Nervenwurzel zu beobachten. Interpretieren wir hier entsprechend der oben erwähnten Korrelation von Reduktion und Verschiebung, dann folgt, daß der strukturell neu aufgebaute und vergrößerte Oculomotoriuskern eine mehr kaudale Lage des Trochleariskernes bedingt.

Das Auftreten dieser beiden Abstände ist in der Literatur für *Boa* schon erwähnt worden. DE LANGE [1913] hat festgestellt, daß der Wurzelaustritt des vierten Nerven viel weiter kaudal liegt, als sein Kern. ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY [1960] haben erwähnt, daß zwischen dem III. und IV. Kern ein Abstand besteht.

Es scheint, daß die Lage des Trochleariskernes durch zwei Faktoren bestimmt wird: Einerseits ist es die von ARIËNS KAPPERS genannte Taxis in der Richtung, aus der der Kern gereizt wird, das heißt nach rostral; andererseits bewirkt die Ausdehnung des Oculomotorius seine kaudale Lage.

Der Abducenskern

Wie der Trochleariskern weist auch der Nucleus abducens beim Vergleich verschiedener Squamaten keine besonderen Strukturunterschiede auf. Er ist der Augenmuskelkern, der bei den Wühlschlangen die stärkste Rückbildung erfahren hat (Abb. 29). Bei *Typhlops* konnte keine Spur davon nachgewiesen werden. Bei *Leptotyphlops* gruppieren sich sehr wenige Zellen zu diesem Nucleus zusammen. Im Falle von *Teretrurus* wird er jederseits durch etwa drei Zellen verkörpert. Sowohl bei *Cylindrophis* als auch bei *Xenopeltis* sind die Zellen außerordentlich locker lateral am Fasciculus longitudinalis medialis anzutreffen. Eine weitläufige Streuung und eine teilweise morphologische Durchdringung mit dem Fasciculus liegen bei *Boa* vor. Eine etwas straffere Organisation des Kernes hat *Malpolon*.

Im Überblick betrachtet läßt sich festhalten, daß alle drei Augenmuskelkerne bei der Gegenüberstellung von Echsen, Wühlschlangen und oberirdisch lebenden Schlangen Unterschiede aufweisen. Alle drei Nuclei sind bei den Wühlformen größtmäßig reduziert. Als Zeichen ausgesprochener Spezialisierung ist der Nucleus VI bei *Typhlops* sogar verschwunden.

Besonderheiten im Aufbau finden sich im Nucleus oculomotorius, der sich bei den Echsen in einen ventralen, intermediären, dorso-medialen, dorsolateralen und akzessorischen (= Nucleus Edinger-Westphal) Teil gliedert. Bei den Schlangen darf eine sichere Unter-

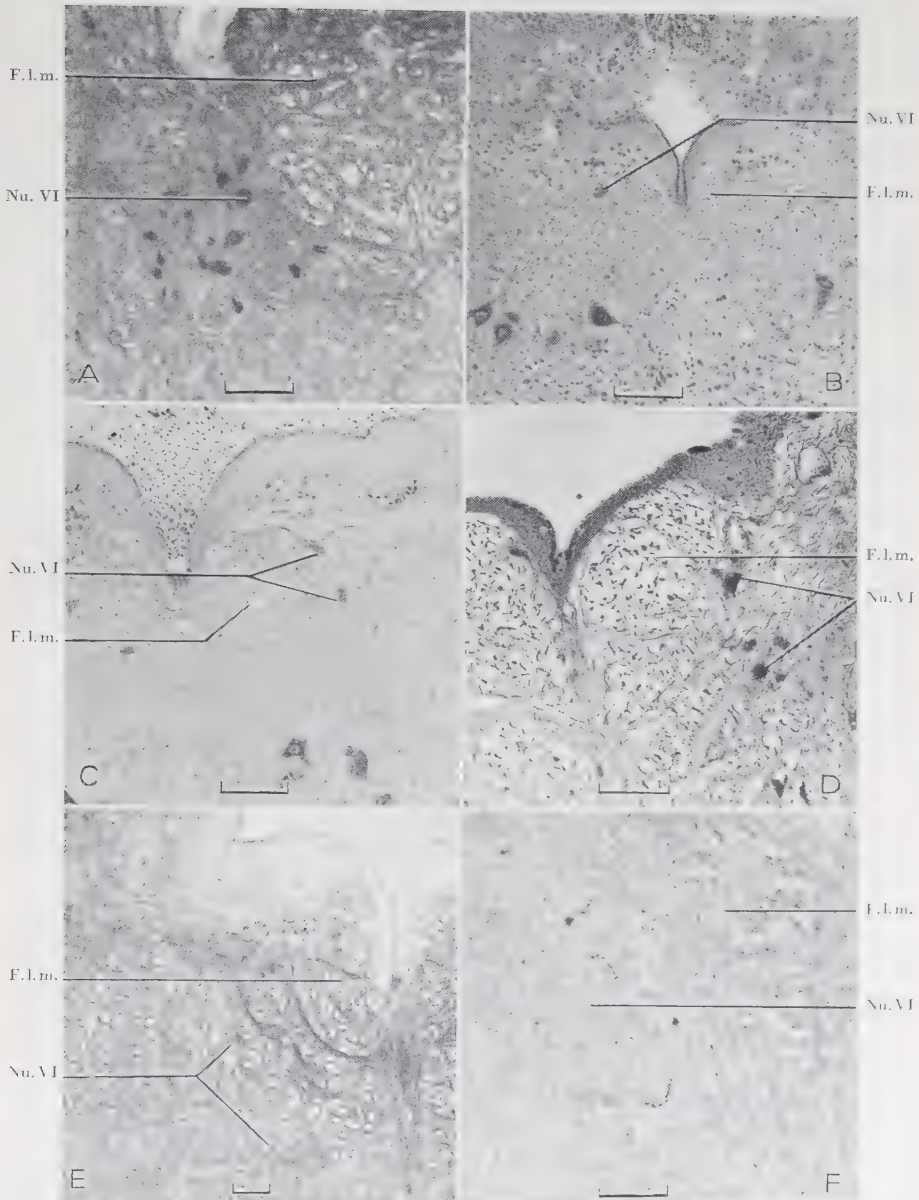


Abb. 29. Ausprägung des Abducenskernes bei A = *Lacerta s.*, B = *Teretrurus rh.*, C = *Cylindrophis r.*, D = *Xenopeltis u.*, E = *Boa c.* und F = *Malpolon m.* Beschreibung im Text. Die Maßeinheit auf jedem Querschnittsbild bedeutet 0,1 mm.

teilung nur in einen dorsal und ventral des Fasciculus longitudinalis medialis liegenden Teil vorgenommen werden, wobei aber die Homologie zu dorsalen und ventralen Partien der Echsen äußerst unsicher ist. Bei wenigen Schlangen sind noch Spuren des Nucleus Edinger-Westphal vorhanden.

Für den Trochleariskern liegen die zum Vergleich interessanten Probleme in seiner Lage. Er ist bei Formen mit reduzierten Augenmuskelnkernen nach rostral verlagert. Bei gewissen Schlangenformen, besonders bei *Boa*, sind bei allen drei Kernen die Zellen wesentlich aufgelockert. Die Zellen sind auch mit dem Fasciculus longitudinalis medialis morphologisch durchdrungen. Alle diese Besonderheiten beteiligen sich am Ausbau der Hypothese von WALLS zur Theorie, daß alle mit dem optischen System zusammenhängenden Gebiete von einer Reduktion und einem Wiederaufbau aus den Resten betroffen wurden.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden anhand einer vergleichend-histologischen Untersuchung zwei Probleme erörtert. Einerseits geht es um die Struktur und die Ausprägung im Funktionskreis des optischen Sinnes stehender und teilweise benachbarter Gebiete im Zentralorgan verschiedener squamater Reptilien. Dabei kommt der Homologisierung mancher Regionen, so vor allem im Tectum opticum, zentrale Bedeutung zu. Auf der anderen Seite ergab der Vergleich dieser optischen Strukturen die Möglichkeit, die Verwandtschaftsbeziehungen von Echsen, Wülschlangen, Boiden und höheren Schlangen zu diskutieren. In diesen Zielsetzungen sind die folgenden Aussagen entstanden:

1. Nebst der Stauchung der Längsachse des gesamten Gehirnes bei *Typhlops*, *Leptotyphlops* und *Tereturus* und einer Verkürzung des Olfactoriusbereiches bei den übrigen Schlangen, ist bei allen untersuchten Wülschlangen und Boiden die Reduktion des optischen Systems als gestaltliche Modifikation des Gehirnes augenfällig.

2. Die für Boiden und höhere Schlangen charakteristische Erscheinung der Einzelbündel im Abschnitt des Tractus opticus zwischen dem Augapfel und dem Chiasma, von denen jedes Bündel die zentrale Gliazellsäule enthält, hat sich bei Wülschlangen in verschiedenem Grade als ancestrale Situation erhalten. Während die Fasern noch gleichmäßig (wie bei Echsen) im Tractus gestreut sind, zeigen die Gliazellen schon mehr oder weniger eine Anordnung in Säulen.

3. Die Ausprägung des Überkreuzungsmusters im Chiasma opticum hängt weitgehend von der quantitativen Möglichkeit ab. Doch geschieht die Aufteilung jedes Tractus bei den Echsen übersichtlich in wenige Blätter, während sie sich bei Schlangen (Ausnahmen: Wülschlangen mit kleinem Tractus und Colubriden, so *Malpolon* und *Natrix*) als unregelmäßiges feines Muster darbietet.

4. Der Nucleus geniculatus lateralis, in welchem sich bei Echsen die mediale Zellplatte und das laterale Neuropil scharf voneinander abheben, ist bei extremen Wülschlangen stark reduziert, bei anderen Schlangen in sich morphologisch durch-

drungen. Mit Ausnahme des Nucleus posterodorsalis, der besonders bei Schlangen auffällt, sind die prätectalen Kerne bei Wülschlangen nicht nachgewiesen; bei höheren Schlangen sind sie kaum verändert.

5. Im Tectum opticum verhalten sich die Schichtgruppen verschieden. Die periventriculären Schichten sind bei allen untersuchten Formen (Ausnahme: *Varanus*) in der Dicke konstant. Weiße und graue Substanz sind bei Echsen voneinander abgehoben, bei Schlangen morphologisch durchdrungen. Wülschlangen stehen intermediär.

Die zentralen Schichten sind bei Echsen (Ausnahme: *Varanus*) und gewissen Wülschlangen besser in die weiße und die graue Zone gegliedert als bei Boiden und höheren Schlangen. Bei Wülschlangen sind diese Schichten reduziert.

Die superfiziellen Schichten sind bei den meisten Echsen streng in die Ramonschen Zonen 8-14 gegliedert. Bei Wülschlangen sind sie zum Teil sehr stark reduziert. Boiden und höhere Schlangen weisen eine Vermischung der Ramonschen Zonen auf.

6. Die Ramonschen Zonen 12 (= Stratum opticum internum) und 14 (= Stratum opticum) sind die beiden primären opticusführenden Lagen. Bei Echsen sind beide Zonen ausgebildet, wobei das Hauptgewicht mehrheitlich auf dem Stratum opticum internum liegt. Bei *Varanus* ist es vorwiegend das Stratum opticum. Das letztere ist bei Wülschlangen teilweise, bei *Boa* deutlich erhalten; höhere Schlangen besitzen nur das Stratum opticum internum.

7. Die Augenmuskelkerne entsprechen quantitativ dem Umfange des optischen Systems. Feinere Differenzierungen des Nucleus III von Echsen sind bei Schlangen nicht erhalten. Die Reduktion des Oculomotoriuskernes bei Wülschlangen und Boiden bewirkt eine Rostralverlagerung des Nucleus IV.

Summary

By means of a comparative histological examination two problems have been discussed in this presentation. In the first place it deals with the structure and delimitation of fixed and adjacent regions of the brain—especially the optical system—of various squamate reptiles. Moreover, the homology of many regions, especially in the tectum opticum, acquires central importance. Secondly, the comparison of these optical structures resulted in the possibility to discuss the relationships between saurians, burrowing snakes, *Boidae* and higher snakes.

1. Next to the compression of the longitudinal axis of the entire brain in *Typhlops*, *Leptotyphlops* and *Teretrurus* and a shortening of the olfactory region in the other snakes, the reduction of the optical system as a modification of the brain was remarkable in the burrowing snakes and *Boidae*.

2. In *Boidae* and the higher snakes the appearance of single nerve-fiber bundles in the tractus opticus between the bulbus oculi and the optic chiasma is characteristic: each nerve-fiber bundle of the optic tracts contains the central column of glial cells. In burrowing snakes this pattern is preserved as an ancestral state. While the fibers are distributed equally in the tract, the glial cells exhibit some degree of columnar arrangement.

3. The delimitation of the decussation pattern in the optic chiasma depends upon the quantitative possibility. The subdividing of each optic tract occurs in a few layers in saurians: in snakes (exception—burrowing snakes with a small tract and *Colubridae*, i.e. *Malpolon* and *Natrix*) the pattern is fine and irregular.

4. The N. geniculatus lateralis, in which (saurians) the medial cell group and the lateral neuropil are sharply differentiated from each other, is markedly reduced in the burrowing snakes. In other snakes the two parts are morphologically penetrant in themselves. With the exception of the N. posterodorsalis the pretectal nuclei have not been demonstrated in the burrowing snakes; in the higher snakes they are hardly altered.

5. In the tectum opticum the layers are different. The periventricular layers in all examined species (exception: *Varanus*) are constant in thickness. In saurians white and grey matter are separated from one another; in the snakes they are mixed. Burrowing snakes are intermediate.

As compared to *Boidae* and the higher snakes, the central layers in the saurians (exception: *Varanus*) and certain burrowing snakes are well differentiated in the white and grey zones. These layers are markedly reduced in the burrowing snakes.

The superficial layers are rigidly distributed in Ramon's zones 8–14 in most saurians. In the burrowing snakes they are in part markedly reduced. *Boidae* and higher snakes exhibit a mixture of the Ramon zones.

6. Ramon's zone 12 (stratum opticum internum) and 14 (stratum opticum) are the two primary opticus regions. Both zones are differentiated in saurians, whereby the stratum opticum internum is predominant. In *Varanus* it is the stratum opticum. The stratum opticum is partially present in the burrowing snakes and clearly evident in *Boa*; higher snakes possess only the stratum opticum internum.

7. The nuclei of the eye muscles correspond quantitatively to the circumference of the optical system. A finer differentiation of nucleus III in saurians has not been obtained in the snakes. The reduction of the oculomotorius nucleus in the burrowing snakes and *Boidae* has caused a rostral displacement of nucleus IV.

Literatur

- ARIËNS KAPPERS, C. U.: De oculomotorius- en trochleariskernen bij lagere vertebraten. Ned. T. Geneesk. 56: 2003–2006 (1912).
- ARIËNS KAPPERS, C. U.; HUBER, G. C. and CROSBY, E. C.: The comparative anatomy of the nervous system of the vertebrates including man (Hafner, New York 1960).
- ARMSTRONG, J. A.: An experimental study of the visual pathways in a snake (*Natrix natrix*). J. Anat. Phys., Lond. 85: 275–288 (1951).
- BECCARI, N.: Neurologia comparata anatomo-funzionale dei vertebrati, compreso l'uomo (Sansoni, Firenze 1943).
- BELLAIRS, A. D'A. and UNDERWOOD, G.: The origin of snakes. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 26/Nr. 2: 139–237 (1951).
- BELLONCI, J.: Über die centrale Endigung des Nervus opticus bei Vertebraten. Z. wiss. Zool., Leipzig 47: 1–46 (1888).
- BERGQUIST, H.: On the development of the diencephalic nuclei and certain mesencephalic relations in *Lepidochelys olivacea* and other reptiles. Acta zool. 34: 155–190 (1953).
- CAIRNEY, J.: A general survey of the forebrain of *Sphenodon punctatum*. J. comp. Neurol. 42: 255–348 (1926).
- GROSS, J.: Über die Sehnervenkreuzung bei Reptilien. Zool. Cbl. 10: 869–870 (1903).
- HUBER, G. C. and CROSBY, E. C.: A phylogenetic consideration of the optic tectum. Proc. nat. Acad. Sci. 19: 15–22 (1933a). – The reptilian optic tectum. J. comp.

- Neurol. 57: 57–163 (1933b). – The influence of afferent paths on the cytoarchitectonic structure of the submammalian optic tectum. Psychiat. neurol. Bl. Nr. 3; 4: 459–474 (1934).
- LANGE, S. J. DE: Das Zwischenhirn und das Mittelhirn der Reptilien. Folia neurobiol. 7: 67–138 (1913).
- LÜDICKE, M.: 5. Ordnung der Klasse *Reptilia*, *Serpentes*; in Hb. der Zoologie; Vol. 7/5, 1. Hälfte, pp. 88–128 (1962).
- MAHENDRA, B. C.: Some remarks on the phylogeny of the *Ophidia*. Anat. Anz. 86: 321–368 (1938).
- RABL-RÜCKHARD, H.: Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Z. wiss. Zool. 58: 694–717 (1894).
- RAMON, P.: Estructura del encefalo del camaleón. Rev. trimest. micrograf. 1: 46–82 (1896).
- SPATZ, H. und STEPHAN, H.: Adaptive Konvergenz von Schädel und Gehirn bei «Kopfwühlern». Zool. Anz. 166 H. 9/12: 403–423 (1961).
- STEFANELLI, A.: I centri motori dell'occhio e le loro connessioni nel *Chamaeleon vulgaris*, con riferimenti comparativi in altri rettili. Arch. ital. Anat. Embriol. 45: 360–412 (1941).
- TUGE, H.: Somatic motor mechanisms in the midbrain and medulla oblongata of *Chrysemys elegans* (WIED). J. comp. Neurol. 55: 185–271 (1932).
- VALKENBURG, C. T. VAN: Zur vergleichenden Anatomie des mesencephalen Trigeminasanteils. Folia neurobiol. 5: 360–418 (1911).
- WALLS, G. L.: The vertebrate eye and its adaptive radiation (Hafner, New York 1963) cit. WALLS, G. L.: The vertebrate eye and its adaptive radiation (Cranbrook Institute of Science, Michigan 1942).
- WARNER, F. J.: The cellmasses in the telencephalon and diencephalon of the rattle snake, *Crotalus atrox*. Proc. Acad. Sci. 34: 1156–1163 (1931).

